



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

“Estudio de la diversidad y las relaciones genéticas de
bovinos Criollos Mexicanos a partir de DNA mitocondrial”.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA EXPERIMENTAL)

PRESENTA

PAULINA RENÉ LEZAMA NÚÑEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. ROGELIO A. ALONSO MORALES

MÉXICO, D.F.

NOVIEMBRE 2008.



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt) por el apoyo durante la realización de mis estudios de posgrado.

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

A los doctores: Livia León Paniagua (Facultad de Ciencias, UNAM), Erika Aguirre Planter (Instituto de Ecología, UNAM), Gonzalo Castillo Rojas (Facultad de Medicina, UNAM), Luis Eguiarte Fruns (Instituto de Ecología, UNAM) y Rogelio Alonso Morales (Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM), por la revisión del presente trabajo.

A todo el equipo del Laboratorio de Genética Molecular de la FMVZ, UNAM, muy especialmente al Dr. Rogelio Alonso por dirigir esta investigación y por su interés en los recursos domésticos mexicanos.

“The two most important things to know about Mexico still are the patterns of life that existed before the coming of the white men and the changes that were introduced during the first generation or two of the Spanish period”.

Carl O. Sauer, "The Personality of Mexico," 1941.

“It was well known that dogs imported to the North had to have much more food than the native Huskies”.

Jack London, “The call of the wild”, 1903.

Dos meditaciones

I

Considera, alma mía, esta textura
áspera al tacto, a la que llaman vida.
Repara en tantos hilos tan sabiamente unidos
y en el color, sombrío pero noble,
firme, y donde ha esparcido su resplandor el rojo.

Piensa en la tejedora; en su paciencia
para recomenzar
una tarea siempre inacabada.

Y odia después, si puedes.

II

Hombrecito, ¿qué quieres hacer con tu cabeza?
¿Atar al mundo, al loco, loco y furioso mundo?
¿Castrar al potro Dios?

Pero Dios rompe el freno y continúa engendrando
magníficas criaturas,
seres salvajes cuyos alaridos
rompen esta campana de cristal.

Rosario Castellanos.

Índice

	Página
Agradecimientos	1
Resumen	4
Abstract	6
1. Introducción. El ganado Criollo	8
1.1 Distribución actual del ganado bovino Criollo Mexicano	8
1.2 Caracterización del Bovino Criollo Mexicano	10
2. Antecedentes. La domesticación	17
2.1 Estudios genéticos sobre el origen del ganado bovino	18
El genoma mitocondrial bovino	20
Estudios genéticos mitocondriales	21
2.2 Ancestría mitocondrial de los bovinos Criollos Latinoamericanos	27
3. Hipótesis y objetivos	30
4. Material y métodos	32
5. Resultados	38
6. Discusión	56
7. Conclusiones	66
8. Perspectivas	68
9. Bibliografía	83
Anexo 1. El bovino Criollo y la ganadería sustentable	71
Anexo 2. El proceso coevolutivo de la domesticación	99
Anexo 3. Origen y evolución de la ganadería americana	101
Anexo 4. Origen y evolución del ganado bovino Criollo en México	103
Anexo 5. Fotografías del bovino Criollo de Baja California Sur	115

Resumen

A su llegada, las expediciones conquistadoras y colonizadoras europeas establecieron sus especies domésticas, iniciando la revolución cultural, social, económica y biológica que dio origen a la América Latina moderna. Desde el s. XVI, diversas especies de ganado han evolucionado dando lugar a las denominadas razas Criollas Latinoamericanas. De entre ellas, los bovinos fueron los más exitosos en términos de crecimiento poblacional y de colonización de hábitats a todo lo largo y ancho de nuestro continente. Estos animales de origen ibérico fueron integrados paulatinamente a los sistemas productivos locales, conformando los sistemas pecuarios diversificados, en donde los cultivos y ganados son manejados de manera integral. Hasta la actualidad, este tipo de práctica agropecuaria nos provee de una buena parte de nuestros alimentos. Con el auge de las razas mejoradas artificialmente, la sustitución de las razas autóctonas ha tenido lugar velozmente y en todo el mundo. Después de ser el único tipo de bovino en toda la República durante cuatro siglos, es a partir de los 1930's cuando el bovino Criollo Mexicano (*Bos taurus*) comienza su declive poblacional debido a la introducción de razas importadas.

Desde que comenzó el estudio de la diversidad genética mitocondrial de los bovinos Criollos Latinoamericanos (región hipervariable de la región control o *D-loop*), la descripción de haplotipos nuevos ha sido una constante. En todas las poblaciones estudiadas se ha reportado la presencia tanto de la familia haplotípica europea T3, como de la familia africana T1. Esta ascendencia mitocondrial confirma los datos históricos sobre su arribo a América desde España y Portugal, así como la composición genética mixta (europea y africana) de la Península Ibérica. Sin embargo, en América ha aparecido un nuevo grupo de haplotipos con afinidad africana, denominado T1a, y que no ha sido hallado ni en el Continente Africano ni en la Península Ibérica. Su distribución geográfica es disyuntiva entre las ex colonias españolas y las ex colonias lusitanas, británicas o francesas, pues no se encuentra en las primeras. Debido a esto, se ha planteado que dos orígenes continentales de los criollos americanos no pueden ser descartados.; por un lado, el ibérico y, por el otro, uno africano. En la diversidad mitocondrial de las ocho poblaciones mexicanas analizadas (N=93), constituida por 30 haplotipos, tampoco se encontraron secuencias pertenecientes a la familia T1a, tal como sucede en otras ex colonias españolas. En cambio, las familias T1 y T3 si están representadas (prácticamente en un 50% cada una), también de manera similar a otras poblaciones del continente. En México, se encontraron siete haplotipos nuevos y los índices de diversidad genética ($\hat{H}=0.904 \pm 0.020$; $\pi_n=0.015 \pm 0.008$) muestran que ésta es similar a la de otros Criollos Latinoamericanos ($\hat{H}=0.897 \pm 0.013$; $\pi_n=0.016 \pm 0.008$) y a la de los bovinos ibéricos ($\hat{H}=0.937 \pm 0.008$; $\pi_n=0.016 \pm 0.009$), pero mayor que la de bovinos españoles ($\hat{H}=0.857 \pm 0.028$; $\pi_n=0.009 \pm 0.005$). Solamente una de las secuencias fue heteroplásmica. Existe una mayor proporción de haplotipos africanos en nuestro país (50%) que en España, Portugal, así como en otros países mediterráneos (5-30%); asimismo, al analizar el origen de las secuencias mexicanas, fue posible corroborar que varias de éstas no se encuentran ya en iberia (o lo están en muy baja frecuencia como para haber sido halladas), mientras que se localizaron a distancias geográficas considerables de la península, remanentes de su distribución geográfica muy antigua y evidencia de la deriva génica que ha ocurrido. También la pérdida de

las señales de expansión poblacional (atribuida al evento de domesticación) en las poblaciones mexicanas y americanas y que sí se encuentran en los datos del ganado europeo puede explicarse por los efectos de la deriva génica ocurrida durante diversos los cuellos de botella que han sufrido (primero, como consecuencia de su importación y después, debido a las diferentes reducciones poblacionales a nivel local). Finalmente, las distancias genéticas mostraron que el ganado Criollo Mexicano, el de otros países latinoamericanos y el español y portugués, están más cercanamente relacionados entre ellos que con el ganado de países (Antillas Menores) que fueron colonias inglesas, francesas o portuguesas. Asimismo, al interior del país puede observarse una tendencia de las poblaciones relativamente más norteñas (BCB, BCCH, BCD) y sureñas (BCG, BCN, BCP) a agruparse entre ellas. Este patrón coincide con una mayor diversidad de haplotipos en las poblaciones del norte una mayor proporción de haplotipos africanos en las poblaciones del sur.

Abstract

The American Continent suffered huge cultural, social, economic and biological revolutions when Spaniards arrived, five hundred years ago. They brought a number of European domestic species that have evolved since the 16th century in American territories. Livestock species have received the generic name of Latin-American Creole breeds. Among them, the bovines were the most successful in terms of colonization and population growth all over the continent. These animals of Iberian origin were progressively incorporated to the local productive systems, where are managed by people in an integral way together with crops. Actually, this kind of production still constitutes an important fraction of our food. However, genetically improved breeds have been taking the place of the native ones not only in America, but globally. Having been the only type of bovine for hundreds of years, the Mexican Creole cattle (*Bos taurus*) is disappearing since the 1930's, when exotic breeds started to be imported.

When the genetic diversity of Latin-American Creole cattle has been addressed (by sequencing the hypervariable region of the mitochondrial DNA, or D-loop), the finding of new haplotypes is common. All the studied populations have both, the European **T3** haplotypic family and the African **T1** haplotypic family. This mitochondrial ancestry confirms the historic data about their arriving from Spain and Portugal, and so the mixed ancestry (European and African) that the Iberian Peninsula shows. Nevertheless, in our continent it has been described a new haplotypic family named **T1a** (because its affinity to the African T1 family), and just found here, not in Iberia neither in Africa. Additionally, it is distributed differentially between the ex Spaniard colonies and the Portuguese, British and French ones: **T1a** haplotypes are not found in ex Spaniard colonies. This is why it has been suggested that Creole cattle may have arrived not only from Europe, but also from some place(s) of Africa. This study shows some similarities and differences between the Mexican and Spaniard mitochondrial diversities. Diversity of the eight Mexican populations analyzed (N=93) is made of 30 haplotypes and confirms the previous proposal: There are no **T1a** haplotypes in Mexico, just as occurs in others countries that were Spaniard colonies. In contrast, **T1** and **T3** families are present (constituting each one about 50% of the Mexican diversity), similarly as in the other American countries. Seven new haplotypes were described, and the Mexican genetic diversity indexes such as haplotypic ($\hat{H}=0.904 \pm 0.020$) and sequence diversities ($\pi_n=0.015 \pm 0.008$) were close to the respective ones for other Latin-American countries ($\hat{H}=0.897 \pm 0.013$; $\pi_n=0.016 \pm 0.008$) and the Iberian ones ($\hat{H}=0.937 \pm 0.008$; $\pi_n=0.016 \pm 0.009$), but higher than the Spaniard ones ($\hat{H}=0.857 \pm 0.028$; $\pi_n=0.009 \pm 0.005$). Only one sequence was heteroplasmic. The proportion of African haplotypes is higher in our country (50%) than in Spain, Portugal and other Mediterranean countries (5-30%). Several local haplotypes, although previously described, have not been found in Iberia, although are actually present at other distant geographic regions from it. These sequences represent the old mitochondrial diversity that the 16th century bovines were carrying when brought to America and that were may be preserved by genetic drift. This evolutionary force could also be the reason why the genetic signal of population expansion found in European cattle (attributable to the local domestication event), is not present anymore in the Mexican and American populations. Finally, our results show that Mexican Creole cattle are genetically

closer to some ex Spaniard colonies' cattle and to Spaniard and Portuguese cattle than to other countries' cattle. Additionally, northern (BCB, BCCH, BCD) and southern (BCG, BCN, BCP) national populations tend to be genetically closer among them. This grouping pattern agrees with higher haplotypic diversity in the north and a higher proportion of African haplotypes in the south.

Introducción. El ganado Criollo.

La búsqueda de nuevas rutas comerciales con el Oriente llevó a los españoles y portugueses, hacia finales del s. XV, al descubrimiento del Continente Americano. En éste, existían pocos animales domesticados (el guajolote, el perro, el cuí o cobayo, la llama y la alpaca), mientras que diversas culturas del Nuevo Mundo dominaban el arte de la agricultura. A su llegada, las expediciones conquistadoras y colonizadoras europeas establecieron sus especies domésticas, tanto animales como vegetales, iniciando la revolución cultural, social, económica y biológica que dio origen a la América Latina moderna. Desde hace aproximadamente quinientos años, las especies como el perro, el asno, el caballo, así como las de ganado menor y mayor que incluyen gallinas, cerdos, ovejas, cabras y reses, han evolucionado dando lugar a las denominadas razas Criollas Latinoamericanas (1-4). De entre ellas, los bovinos fueron los más exitosos en términos de crecimiento poblacional y de colonización de hábitats a todo lo largo y ancho de nuestro continente, habiendo sido la forma más común de ganadería (1-7).

Desde su arribo, los animales de origen ibérico fueron integrados paulatinamente a los sistemas productivos locales (1, 3), conformando los sistemas pecuarios diversificados, en donde los cultivos y ganados son manejados de manera integral (ver pág. 61) (8-12). Hasta nuestros días, es esta práctica agropecuaria tradicional la que nos provee de la mayoría de los alimentos tanto de origen animal como vegetal (8).

Con la denominada Revolución Ganadera o el auge de las razas mejoradas artificialmente, la sustitución de las razas autóctonas ha tenido lugar velozmente y en todo el mundo (13-15). Después de ser el único tipo de bovino en toda la República durante cuatro siglos, es a partir de los 1930's cuando el bovino Criollo Mexicano comienza su declive poblacional debido a la introducción de razas importadas, siendo éstas, hoy en día, las que predominan en todo el país (16-19). Una historia similar de extinción de las razas criollas ha ocurrido en el resto del continente (20, 21).

1.1 Distribución actual del ganado bovino Criollo Mexicano

En nuestros días existen escasos datos sobre la ubicación y situación actual de las poblaciones bovinas Criollas que permanecen puras (19, 22, 23). En general, se ha determinado que éstas se han perpetuado en comunidades rurales de bajos recursos económicos, relativamente aisladas y localizadas principalmente en las partes altas de la Sierra Madre Occidental. Los estados de la República donde se concentran las poblaciones más grandes son: Baja California Sur, Chihuahua, Durango, Nayarit, Sonora y Zacatecas; pero también existen en Sinaloa, Jalisco, Michoacán, Guerrero, Oaxaca, Puebla, Veracruz, Tabasco y Chiapas (18, 19, 22-24) (Figura 1). Desde que México es un país independiente, no ha recibido importaciones de ganado español, por lo que estos núcleos de ganado Criollo Mexicano han estado en aislamiento genético durante aproximadamente 200 años (equivalentes a 30-40 generaciones), si bien en las regiones más inaccesibles del país este aislamiento puede ser aún mayor (18).



Figura 1. Distribución actual del bovino Criollo Mexicano (*B. taurus*). Tomado de referencia 18.

Es un aspecto de gran relevancia el hecho de que estos bovinos no han sido sujetos a programas de mejoramiento genético, pues su manejo se ve limitado por las condiciones socioeconómicas de sus propietarios. En esta forma de ganadería familiar no se recurre a la inseminación artificial, se establece en potreros de superficie reducida (1-10 ha) donde los machos identifican a las hembras en celo. Los costos de producción son mínimos, limitados prácticamente a la alimentación de los animales con cultivos y vegetación nativa; en el mejor de los casos, una vacunación, baños contra garrapatas y, ocasionalmente, preparados en base de mezcal con cenizas para curar el timpanismo. Las ganancias esperadas provienen de un poco de leche durante algunos meses al año, la venta de crías o de animales adultos a carniceros, y la tracción animal. En algunos lugares, se pastorea a las vacas de manera similar que a las ovejas, manteniéndose el pastor con el rebaño todo el día; en otros, el ganado es mantenido en estado semisalvaje, teniendo sólo dos manejos durante su vida (al momento de marcarlo y al momento de venderlo). En los ranchos no se cuenta con un programa de desecho de vientres, todos son involuntarios ya sea por muerte, infertilidad o necesidad de venta. De este modo, el ganado ha sobrevivido en condiciones ambientales muy diversas (disponibilidad y tipos de forrajes, calor, humedad, sequías, parásitos, enfermedades), adaptándose de manera natural a una amplia variedad de hábitats y produciendo igual diversidad de ecotipos (19, 22, 25, 26). Éstos se han dividido en los de clima subtropical y los de montaña, mientras que también en subtipos tropicales, subtropicales, del altiplano central, de las sierras frías y de las áreas costeras; pero no existe un estudio específico sobre la descripción fenotípica de la diversidad de bovinos Criollos, ésta ha sido abordada solamente de manera esporádica en algunas observaciones y recorridos (18, 19). Aunque localmente posee una gama de nombres, en general se le denomina ganado "corriente" o "cuernos largos", como en Chihuahua, donde está asociado con grupos Tarahumaras; en la región Mixteca, montañosa y semidesértica, de los estados de Oaxaca, Guerrero y Puebla, se le conoce como Criollo Mixteco; en Veracruz y la Huasteca Tamaulipeca, como Criollo del Golfo; en Durango, Criollo de las Montañas del Norte; en las sierras de Nayarit y zonas aledañas, Criollo

de la Sierra Madre Occidental o Coreño, en alusión a sus propietarios de la etnia Cora; en Sonora se conoce como Frijolillo, porque las manchas de su capa son similares a las de una variedad de frijol regional; y en Baja California Sur, se le denomina Chinampo o Criollo del Desierto de Baja California (18,19, 22, 25, 27-33).

Aunque el aprovechamiento de los Criollos se dirige mayoritariamente a la producción de leche y carne, no se ha limitado a ello; estos animales tienen una gran demanda para juegos vaqueros, como El Rodeo. El valor del ganado para rodeo supera hasta en más del 200% al valor del mismo cuando es comercializado de la manera tradicional. El costo de un becerro de 12-18 meses para esta actividad es de aproximadamente 400 dólares, mientras que si es para engorda, desciende a 280 dólares. Cada año, la demanda de novillos es de 400,000 cabezas y sigue creciendo (19, 24, 33). Anualmente, ganaderías de diferentes estados de la República exportan una buena cantidad de animales hacia Estados Unidos y Canadá, que lo consideran el atleta bovino perfecto, pues está muy bien balanceado en su musculatura y osamenta, es rápido, inteligente y noble, con la forma, tamaño y solidez de cuernos deseada para el rodeo. Los estadounidenses también lo han reconocido como recurso de gran potencial económico debido a las adaptaciones que presentan a los climas áridos del sureste de los Estados Unidos y del noroeste de nuestro país (32).

La falta de programas de mejoramiento genético y conservación, aunado al saqueo indiscriminado de que es objeto, son las causas de que este recurso genético de importancia económica y social se encuentre en riesgo de extinguirse. Las características de este ganado (ver más adelante) le confieren un gran potencial de explotación; sin embargo, los estudios al respecto son todavía muy escasos, más aún su aplicación práctica. Mientras tanto, si se toman como referencia las estimaciones recientes para los estados de Baja California Sur y de Nayarit, las cifras son alarmantes. En el primer caso, se calculó que para el año 2003, sólo el 15-30% eran Criollos puros (19); en el segundo caso, para el año 2004, esta población constituía el 2% del hato estatal (22); para el 2002, se reportó que sólo 100-1000 ejemplares de Criollo del Golfo sobrevivían (23, 31).

1.2 Caracterización del Bovino Criollo Mexicano

La aplicación del concepto de raza a los bovinos Criollos de América ha sido controversial, pues ésta se define como “un grupo de animales seleccionados para tener una apariencia uniforme, que los distingue de otros grupos de animales dentro de la misma especie y que, cuando se reproducen entre ellos, consistentemente dan lugar al mismo tipo fenotípico”, mientras que la principal característica de tales poblaciones es que han permanecido en diferentes ambientes sin, o casi nula, selección humana. La creación de una raza toma largos periodos de tiempo y el proceso resulta en una combinación de caracteres única, con consistencia genética uniforme y predecible y que, sin embargo preserva diversidad al interior de sus miembros. Las razas de animales domésticos son reconocidas como parte importante de la biodiversidad mundial y su conservación es muy importante, aún cuando la especie no se encuentre en riesgo de desaparecer, pues con la pérdida de cada raza se extingue también esa combinación única de características, su adaptabilidad y su utilidad (34-36). Su protección *in vivo* es un método que permite el rápido acceso a su diversidad genética para su explotación y estudio, con miras tanto a su mejoramiento genético como a su

potencial adaptativo ante la rapidez de los cambios actuales y potenciales en las metas de cría (20, 34, 37, 38).

A las poblaciones bovinas americanas se les otorga el estatus de raza porque constituyen genotipos únicos, cada una producto de un proceso histórico regional, y con la particularidad de ser poblaciones modelo de razas no seleccionadas intensivamente. Aunque en su origen no existía el concepto de raza, morfológico y genotípico, se tenía la noción de que las poblaciones provenientes de diferentes regiones del Viejo Continente, eran a su vez disímiles entre ellas. Estas poblaciones ancestrales de las razas actuales habían sido manejadas de forma tradicional durante milenios, sin ser sujetas a la fuerte selección que sobrevino al desarrollo de la genética y con la cual se formarían las razas altamente especializadas. A diferencia de estas últimas, las poblaciones criollas en América han permanecido semisalvajes y en algunas ocasiones completamente ferales, seleccionadas artificialmente de manera mínima, tal como sus antepasados. El manejo tradicional o ausente de estas poblaciones, junto con su aislamiento genético, les ha permitido adaptarse a una gran diversidad de ecosistemas mediante la selección natural, produciendo combinaciones genéticas únicas y conservando muchas variantes que han perdido las razas comerciales (6, 20, 21, 35, 39).

Los bovinos Criollos Latinoamericanos comparten una serie de características morfológicas y fisiológicas que los distinguen de las razas taurinas especializadas y recientemente importadas del Viejo Mundo (11):

- Cabeza con cuernos (excepto Romosinuano, de Colombia, Mocho Nacional y Caracú, de Brasil).
- Sobresalientes en fertilidad, habilidad materna y longevidad.
- Desprendimiento alto de la cola, que favorece la amplitud pélvica y facilita el parto.
- Partos normales y terneros fuertes al nacimiento.
- Toros sexualmente activos.
- Escasa producción de grasa

Otras de sus cualidades incluyen la resistencia a enfermedades y parásitos, a estrés ambiental, así como méritos en su comportamiento (que facilitan su manejo, o la adaptación a condiciones ambientales) y ventajas de tipo productivo (producción y características de la leche, características de la carne, etc.) al compararlas con otras razas taurinas (*Bos taurus*) y cebuinas (*Bos indicus*). En cuanto a su diversidad genética, en varios estudios ha sido demostrado que las poblaciones de Criollos Latinoamericanos presentan alelos y/o haplotipos únicos y, en general, una diversidad mayor con respecto a numerosas razas comerciales (19, 20, 22-24, 26-29, 32, 33, 39-55).

No existe una caracterización del Ganado Criollo Mexicano como una raza bien definida, excepto por los estándares establecidos por la NACA (Asociación Norteamericana de Ganado Corriente) (32c), que coinciden con descripciones generales y aisladas de diversas poblaciones (18, 19, 27, 56). Estos animales poseen una variedad amplísima de capas, algunos con colores completos o uniformes que van desde el amarillo hasta el café oscuro y negro, otros con combinaciones de dos o hasta tres colores de pelo, variando su frecuencia dependiendo de la población que se estudie (18, 19) (Fotografías a-r). El Criollo Mexicano se ha descrito como un animal pequeño en comparación con otras razas comerciales y españolas con las que comparte

ancestría (un becerro Criollo chihuahuense para rodeo pesa 18 kg al nacer, mientras que un becerro Rubio Gallego pesa 49 Kg). Los toros de Chihuahua no pesan más de 380 kg y las vacas no más de 300 kg, mientras que los animales de Baja California Sur pesan en promedio 292 Kg o 246 Kg, respectivamente. Por su parte, las razas españolas pesan actualmente más de 700 kg los machos y más de 400 kg las hembras, obviamente como resultado de una mejor alimentación y selección genética (19, 22). El Criollo de zonas montañosas y del fondo de las barrancas de la Sierra Madre Occidental, es de tallas más pequeñas y de pelo más largo que de otras latitudes y altitudes (18, 19). En cuanto a caracteres reproductivos, puede compararse e incluso superar en fertilidad a los ganados europeo o cebuino, más aún si se les facilitan condiciones adecuadas de manejo, sanidad y alimentación (el 100% de los ganaderos en los cinco municipios estudiados en Baja California Sur consideran que las vacas cruzadas, regularmente más pesadas, paren con menos frecuencia que las Criollas). Las vacas presentan porcentajes de parición altos y sin problemas al parto, por lo que hay baja mortandad de becerros, y son excelentes madres, destetando a sus crías entre los 5 y 7 meses de edad (19, 22).



a. Berrenda en colorado



b. Colorado



c. Negro



d. Berrendo en negro



e. Berrendo hosco



f. Hosco

Fotografías que muestran la diversidad de capas o pintas de Criollos puros de Baja California Sur. Localidades: diferentes rancherías de los municipios Mulegé, Loreto, Comondú, La Paz y Los Cabos (2001-2003). Tomadas de referencia 19. Continúan en el Anexo 5.

En lo referente a su comportamiento, se ha observado que el ganado Criollo del norte del país (Baja California Sur, Chihuahua) conserva sus energías en épocas de sequía disminuyendo drásticamente su apetito sexual, volviendo su paso más mesurado y reposando durante las horas de calor más intenso bajo la sombra; los Criollos Mexicanos se alimentan durante menos horas al día y sus dietas son más variadas; tienden a mantenerse activos, utilizando áreas más amplias al pastar, en lugar de concentrarse en un pequeño lugar o dejar de comer (como lo hacen los animales europeos adaptados a climas templados), comportamientos que evitan la pérdida de vegetación y los procesos de desertificación del sobrepastoreo (19, 32). Actualmente, los estadounidenses estudian la fisiología de estas adaptaciones a zonas desérticas, resultado de siglos de adaptación, y han propuesto que éstas favorecen la pérdida de calor corporal (32).

Fue justo la tolerancia al estrés térmico la ventaja del ganado cebú (*B. indicus*) con respecto al ganado taurino (*B. taurus*) a la cual se aludió para su introducción a diversas zonas ganaderas de los trópicos y semitrópicos de América Latina. El ganado cebuino experimenta en menor grado la disminución en la toma de alimento, tasa de crecimiento, producción lechera y función reproductiva cuando está expuesto a altas temperaturas. Como el resto de los homeotermos, los vacunos regulan la temperatura corporal interna igualándola al calor producido por el metabolismo, o mediante el flujo de calor del cuerpo hacia el ambiente, una mayor capacidad de pérdida de calor hacia el mismo, o una combinación de ambas. Se ha argumentado que este ganado logra su adaptación a ambientes calientes mediante varios mecanismos, entre ellos, sus reducidas tasas metabólicas, el menor tamaño de sus órganos internos, así como adaptaciones reproductivas específicas en machos y hembras (para aumentar el enfriamiento de la sangre que entra a los testículos, por ejemplo, ya que el estrés calórico tiene menos efecto en la calidad del semen de razas cebuinas, o mecanismos de protección a embriones durante la gestación, pues los embriones taurinos expuestos a altas temperaturas sufren efectos más severos). Las bases fisiológicas y genéticas de estas diferencias se encuentran bajo investigación y son de gran importancia, pues si bien las razas *B. indicus*, además de ser termotolerantes, son resistentes a algunos parásitos y eficientes en la digestión de forrajes de mala calidad, su carne no es tierna, su producción lechera es pobre, presentan persistencia en la lactancia, un periodo prepuberal largo y corta duración del estro, así como un temperamento pobre. El conocimiento de las bases moleculares de la termotolerancia permitiría la aplicación de tecnologías como la selección asistida por marcadores, la genética molecular y la transgénesis, para el mejoramiento de razas altamente productivas pero sensibles al calor, mejorando su reproducción y otros sistemas fisiológicos comprometidos por la hipertermia (57).

También se les ha atribuido a características de la piel y del pelaje, las diferencias entre razas en su adaptabilidad a climas cálido-húmedos. Por ejemplo, las razas cebuinas presentan un pelaje liso, de colores claros y brillantes, que reducen el intercambio de calor al reflejar la radiación, a diferencia del pelaje más grueso y denso de las razas taurinas. Se ha reportado que la tasa de sudoración de la raza Brahman, expuesta a estrés calórico, no es afectada por la humedad en el aire ambiental, mientras que en razas taurinas, se reduce conforme aumenta la humedad; esto se ha interpretado como la capacidad que tiene el

pelaje denso de los animales *B. taurus* de atrapar el aire humificado (57). Sin embargo, en razas taurinas del Nuevo Mundo (Senepol y Romosinuano) se ha observado, por un lado, la misma resistencia a elevadas temperaturas a nivel celular que se presenta en razas cebú y sus cruzas (57-59), y por otro, características en el pelaje que se asocian a la termotolerancia. En este último caso, se describió que el carácter "tipo de pelaje" (corto y liso vs. largo y grueso, típico de razas taurinas) tiene relación con el mantenimiento de temperaturas rectales menores (comparable a la presentada por razas *B. indicus* y sus cruzas con razas europeas), el crecimiento de los becerros y la producción lechera; los animales de pelo liso y corto, termotolerantes, se han observado en diferentes poblaciones *B. taurus* Criollas de Centro y Sudamérica, así como en algunas de sus cruzas, y su tipo de herencia corresponde a la de un solo gen dominante bautizado como gen del *pelo liso* (*slick hair gene*), el cual es fácilmente identificable a la vista y al tacto (estos pelajes se sienten como "recien esquilados") (Figura 2) (40). Por su parte, los bovinos Criollos Mexicanos han sido mencionados como resistentes a altas temperaturas, aunque no existen estudios fisiológicos al respecto. Sólo existe un reporte en el que se consideró el nivel de expresión de la proteína de estrés calórico Hsp70 (en linfocitos de sangre periférica) como indicador de la adaptación de los animales a las zonas áridas del estado de Zacatecas, donde los bovinos Criollos mostraron niveles mayores de expresión con respecto a otros genotipos taurinos explotados en la región (Holstein, Limousine) (60).

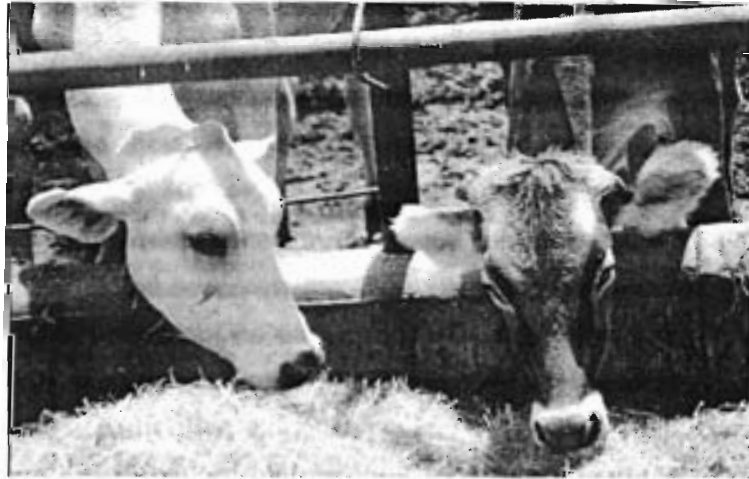


Figura 2. Especímenes de raza venezolana Carora con dos tipos de pelaje. A la izquierda, pelaje liso y corto, a la derecha pelaje normal, típico de bovinos taurinos (*B. taurus*). Localidad: Lara, Venezuela (Marzo, 1999). Tomada de referencia 40.

Existen dos hipótesis sobre estas coincidencias en cuanto a la termotolerancia de razas del Nuevo Mundo y las razas cebuinas. Es posible que los genes responsables de estas adaptaciones en las razas americanas provengan de *B. indicus*, mediante la influencia de ésta sobre las primeras o bien, que diferentes genes para la termotolerancia se hayan seleccionado en las razas *B. taurus* y razas *B. taurus* X *B. indicus* del Nuevo Mundo (57).

En el Campo Experimental "El Verdineño" del INIFAP-Nayarit (Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias), se adquirió un hato de ganado Criollo (Coreño, Huichol o Tepehuano) en 1982. Desde 1990 se han realizado cruzamientos de éste con ganado Guzerat (raza cebú, originaria de la India) y Angus (raza taurina, originaria de Escocia) para estimar efectos genéticos aditivos y no aditivos, individuales y maternos, para varias características de importancia económica. Con los resultados obtenidos hasta la fecha, los investigadores del instituto proponen que el ganado Criollo puede ser una alternativa como raza materna en los sistemas de producción de becerros para engorda. Las vacas Criollas sobresalen en características reproductivas que son importantes para el hato de cría como fertilidad, habilidad materna y facilidad de parto, considerando además que no están sujetas a ningún manejo reproductivo. Los cruzamientos con estas hembras mejoran la eficiencia del sistema vaca-cría a través de una mayor fertilidad, sobrevivencia postnatal y el crecimiento hasta el destete de las crías (22, 49, 50). Así mismo, algunas características del comportamiento en engorda y características de la canal han favorecido a las Criollas o a sus cruzas (52).

Sobre el Criollo Lechero Centroamericano, que desde su importación (Nicaragua, Costa Rica, Venezuela) hace varias décadas, ha sido utilizado en ganaderías de doble propósito de Veracruz y Chiapas, se tienen reportes de su superioridad productiva y reproductiva con respecto a otras razas en ganaderías de los trópicos latinoamericanos. Un ejemplo del potencial de esta raza lo constituye su cruce con la raza Jersey (especializada en producción lechera). Al comparar sólo la producción de leche, las cruzas Holstein X Cebú están en un extremo, siendo las más productoras, mientras que las Criollas están en el otro. Si se incorporan a la comparación las características de peso vivo, fertilidad y producción juntas, la cruce Jersey X Criollo es comparable a la Holstein X Cebú, muestra de que los genotipos Criollo aportan más a la producción/Ha, debido a su superioridad en fertilidad, un indicador directo de su adaptación a las condiciones tropicales; por otro lado, los Criollos al igual que los Jersey y sus cruzas son de bajos pesos, relativamente menores que los de Holstein y Cebú, lo cual podría hacer que sus requerimientos nutricionales no sean tan elevados; finalmente, el Criollo Lechero Centroamericano también ha sido reconocido por su resistencia a algunos insectos parásitos de la piel (como la garrapata y el tórsalo), su agilidad para desplazarse en praderas, su longevidad y la calidad de su leche y (4, 26, 55, 61).

En general, por considerarse razas improproductivas, las razas nativas no han recibido la atención suficiente para su estudio (13-15, 20, 21). Particularmente, la gran mayoría de las poblaciones mexicanas no han sido siquiera localizadas ni censadas, mucho menos caracterizadas en su potencial productivo (30, 30b, 37). Se desconocen sus ventajas específicas de todo tipo (adaptativas, productivas, reproductivas, etc.) sobre las razas especializadas, aunque ya ha sido señalado en diversas ocasiones que la relación costo:beneficio a

largo plazo se inclina a su favor, ya que requieren de una menor inversión en infraestructura y manejo, son ganado muy fértil, longevo y necesitan una menor calidad y cantidad de forraje. Cuando se toman en consideración todos esos factores, se tiene que son animales más productivos por unidad de superficie, sobre todo en terrenos pobres de baja producción forrajera. Así mismo, a este ganado se le ha considerado de “bajo impacto ecológico”, ya que sus hábitos alimenticios (son capaces de consumir forrajes muy toscos de zonas arbóreas y arbustivas, sin destruirlas) y menores requerimientos nutricionales, permiten tener una mayor carga animal por área, en comparación con las razas especializadas (3, 19, 32, 62).

1. Antecedentes. La domesticación.

La Revolución Neolítica consistió en el establecimiento de la agricultura y ganadería como sostén de las poblaciones humanas, pero si esta revolución tuvo un solo origen o varios, ha sido una cuestión que permanece en debate. La cultura neolítica es reconocida por una serie de características diagnósticas en los sitios arqueológicos, como evidencias de una dieta 100% terrestre (sobre las especies domésticas), ornamentos individuales, alfarería, mangos de hachas pulidos, tratamiento del sílex con calor, entierros colectivos, etc. Se ha sugerido que diferentes poblaciones mesolíticas domesticaron plantas y animales de manera independiente en sus respectivos rangos de distribución; sin embargo, desde los 1960's, la teoría más aceptada sitúa el origen de la cultura neolítica hace aproximadamente 11,000 años en el suroeste de Asia y sus márgenes orientales, zona también denominada Creciente Fértil (y Cercano Oriente, tomando Europa como referencia). A su vez, la cuestión de cómo ocurrió la dispersión de las tecnologías agropecuarias desde este centro de origen hacia Europa y el resto de Asia, ha sido explicada mediante hipótesis de tipo cultural (transmisión de ideas por rutas comerciales) y migratorio (movimiento de las personas con sus tecnologías) (63-66). Las evidencias arqueológicas y genéticas han permitido plantear que ambos tipos de teorías no son mutuamente excluyentes sino que se complementan y sugieren que la diseminación de las tecnologías neolíticas no se debió solamente a la transmisión cultural, sino que incluyó el movimiento de seres humanos; asimismo, poblaciones silvestres de diferente y distante origen geográfico contribuyeron al acervo genético de las especies domésticas actuales (67, 68). Las poblaciones que ocupaban el Cercano Oriente se expandirían en todas direcciones, a veces a una velocidad constante (69-72), otras, a saltos, o pausadamente u otras veces con movimientos muy veloces, tanto vía terrestre como vía marítima (65, 72-75).

En Europa, las evidencias lingüísticas, arqueológicas y genéticas indican que la agricultura y la ganadería comenzaron cuando los habitantes del Cercano Oriente llevaron consigo las especies domésticas; sin embargo, en algunas áreas la transición neolítica se considera que estuvo influenciada por poblaciones locales de cazadores-recolectores, quienes tal vez ya habían domesticado algunas especies (aunque el grado de esta influencia permanece en debate) (63, 72).

Debido a que los animales domésticos han dependido del ser humano para su supervivencia y difusión, el estudio de sus orígenes a partir de sus patrones de diversidad genética debería reflejar los movimientos humanos. Y en efecto, estudios poblacionales de diferentes especies domésticas europeas como las cabras (*Capra aegagrus*), ovejas (*Ovis orientalis*), cerdos (*Sus scrofa*), bovinos (*Bos taurus*, *Bos indicus*), perros (*Canis familiaris*) y ratones (*Mus musculus*) han apoyado el nacimiento de la cultura neolítica en Asia suroccidental, aunque algunos casos han sido más fáciles de interpretar que otros, e igualmente existen controversias con respecto a la participación de los ancestros silvestres europeos en su acervo genético contemporáneo. Por ejemplo, se sabe que no existieron ni cabras ni ovejas silvestres con distribución europea o africana durante el Holoceno, de modo que sus restos arqueológicos en los dos continentes sólo se explican si se introdujeron desde Asia; en contraste, los perros, los cerdos y los vacunos estuvieron ampliamente distribuidos en Europa desde el Holoceno Temprano, por lo que su domesticación local es factible (63, 64).

2.1 Estudios genéticos sobre el origen del ganado bovino

Actualmente, la diversidad genética del ganado bovino está representada por alrededor de 800 razas en todo el mundo, de las cuales una parte importante son producto de la cruce entre las dos especies que lo constituyen (ganado taurino, *Bos taurus*, y cebuino, *Bos indicus*). Las razas de origen híbrido presentan una distribución amplia en Asia y África, mientras que las razas cebuinas puras son más comunes en las zonas áridas (India, el Cercano Oriente, y la mayor parte de África), y las taurinas en zonas más templadas, húmedas y frías (Eurasia, África occidental y del norte) (Fig. 3) (77). Hasta hace unas décadas se consideraba que el ganado vacuno tenía un solo origen, siendo el cebuino descendiente del taurino, previamente domesticado, y que como consecuencia del manejo humano y su adaptación a ambientes áridos, habría desarrollado un fenotipo diferente; el ganado taurino, a su vez, se suponía descendiente de los uros silvestres, *Bos primigenius*, que tuvieron amplia distribución en Asia, Europa y África. La presencia de ambas especies en el continente africano se explicaba por su introducción vía europea y asiática. Estos supuestos se basaban en estudios de naturaleza histórica, arqueológica, morfológica y fisiológica; sin embargo, evidencias arqueológicas más recientes, y otras de tipo citogenético y molecular, sugieren que hubo por lo menos dos eventos independientes de domesticación a partir de diferentes poblaciones de uros silvestres (67, 68, 76, 77).

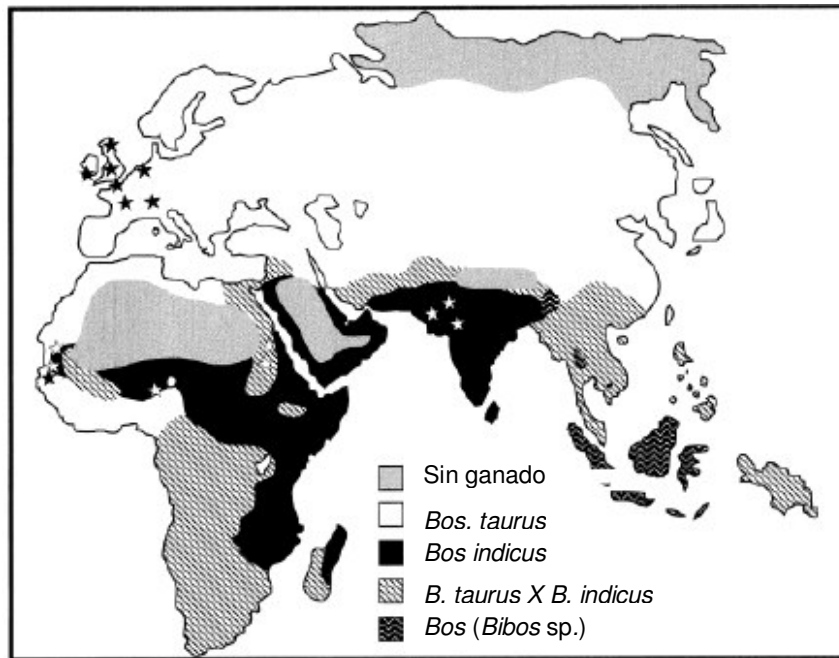


Figura 3. Distribución original del ganado bovino. Tomado de referencia 77.

Una clasificación más exacta de las razas modernas, acorde con su ascendencia taurina, cebuina o mixta, se ha logrado a partir de los patrones de polimorfismo molecular encontrado en proteínas sanguíneas y lácteas (albúminas, globulinas, transferrinas, caseínas, etc.), así como en otros marcadores moleculares, como los microsatélites y el DNA mitocondrial (mtDNA). Una variedad de polimorfismos y sus frecuencias en las poblaciones han confirmado previas clasificaciones morfológicas, pero también han revelado agrupamientos incorrectos de razas, familias de razas y linajes bovinos completos, así como las consecuentes interpretaciones en cuanto a su historia evolutiva y, en general, del proceso de domesticación. Con este tipo de estudios, es posible determinar frecuencias alélicas extremas o polimorfismos únicos de *B. indicus*, útiles para la identificación de su influencia en razas *B. taurus*, caracterizar genéticamente las poblaciones con fines de manejo y conservación y calcular el tiempo transcurrido desde la separación de los linajes (66-68, 70, 71, 75-85).

La estructura de la diversidad genética bovina (proteínas lácteas, microsatélites y mtDNA) muestra concordancia con la hipótesis de que la cultura neolítica salió del Cercano Oriente hacia Europa por dos rutas principales, la denominada vía del Danubio y la vía del Mar Mediterráneo; además, sugiere la existencia de por lo menos otro centro de domesticación. A continuación, evidencias de este proceso:

a) Se espera que las poblaciones de los centros geográficos de origen posean una mayor diversidad genética y que ésta disminuya conforme aumenta la distancia de tales centros. En Europa, se observa un gradiente de heterogeneidad genética de este a oeste y de sur a norte que sigue las dos rutas de dispersión desde el suroeste asiático. Las razas taurinas más cercanas a Asia presentan mayor diversidad genética, y conforme se avanza hacia el noroeste europeo, ésta disminuye. Los mayores índices de diversidad genética se observan en las razas nativas del Cercano Oriente, en las taurinas de África, y en las cebuinas de la India (66-68, 70, 71, 76, 77, 79-85).

b) Las poblaciones europeas del sur o mediterráneas (Portugal, España, Francia, Italia y Grecia) son distinguibles de las poblaciones del norte (las continentales más las de las islas británicas) al analizar loci de microsatélites y protéicos; por otro lado, la distancia genética en relación con la geográfica es menor entre las poblaciones mediterráneas que entre las norteñas, presumiblemente porque tuvieron menos tiempo para diferenciarse unas de otras conforme migraban desde Asia (70, 75, 84, 85). Además, el patrón de diversidad mitocondrial en las razas mediterráneas implica la incorporación de animales africanos, mientras que la aparición simultánea de la cultura neolítica a lo ancho de la a la Península Ibérica, es comprensible sólo si ésta se difundió velozmente vía marítima por las costas del Mediterráneo (65, 74, 86, 87).

c) Existe una profunda divergencia filogenética entre el ganado cebuino y el taurino puros, caracterizada por alelos o haplotipos y sus frecuencias poblacionales específicas de cada uno. Al interior del linaje taurino, existe otra división que separa a las poblaciones africanas (independientemente de su fenotipo cebuino o taurino) de las europeas. En resumen, la distancia genética encontrada entre las razas cebuinas, taurinas e híbridas, la concordancia entre ésta y la distancia geográfica que las separa, y los patrones de diversidad genética a nivel continental, han llevado a la proposición de que el ganado *B. indicus* fue domesticado independientemente del *B. taurus* en alguna región de la India, mientras que un tercer centro de domesticación habría existido para el ganado *B. taurus* en África. El contacto continuo entre Asia y África a través del istmo de Suez explicaría el origen de las razas africanas híbridas, que posteriormente se expandirían por todo el continente (Fig. 4) (66-68, 70, 71, 76, 77, 79-85).

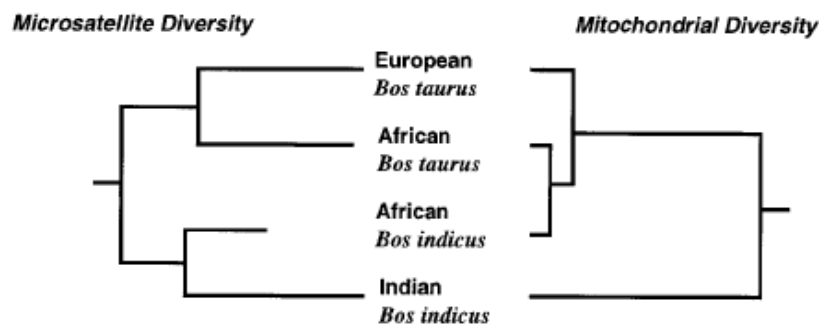


Figura 4. Relaciones filogenéticas entre el ganado europeo, africano e hindú. Tanto los microsatélites como el mtDNA muestran la divergencia entre el ganado taurino y el cebuino. Tomado de referencia 77.

El genoma mitocondrial bovino

Los bovinos, de manera similar al ser humano, poseen un genoma constituido por alrededor de 3,000 Mb, equivalentes a un aproximado de 30,000 genes distribuidos entre los genomas nuclear y mitocondrial. Su número diploide (2n) de cromosomas es de 2n=60, y su cromosoma único mitocondrial o haploide (1n) es de alrededor de 16,338 pb (88). Además de su tamaño y ploidía, el genoma mitocondrial (mt) bovino difiere del genoma nuclear (nc) en su modo de herencia, en la cantidad de recombinación que presenta, en su número de intrones, en su tamaño efectivo poblacional (N_e), en su tasa de mutación (μ), en sus mecanismos de reparación, entre otros, todo lo cual determina las inferencias evolutivas que pueden hacerse a partir de esta pequeña fracción del genoma. La composición génica mt bovina es la típica de los vertebrados (ilustrada en la Fig. 5), la cual incluye una región control no codificante que controla la replicación y transcripción de la molécula (región control o D-loop), 13 genes codificadores de las proteínas que participan en la cadena de transporte de electrones para la oxidación de carbohidratos y grasas (y cuyos productos son el 90% de la energía metabólica en forma de ATP, H₂O y CO₂), 22 genes de RNAt (constituyentes de la maquinaria de traducción en sí) y 2 genes de RNAm (89-91).

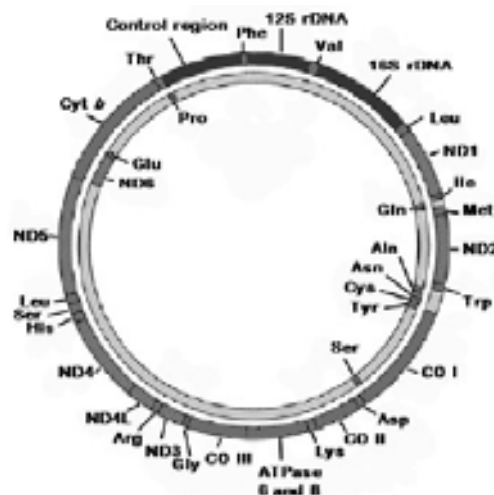


Fig 5. Representación esquemática del genoma típico mitocondrial de vertebrados. El DNAm_t es una molécula circular constituida por dos hebras. La hebra H es la exterior y su origen de replicación se halla en la región control, mientras que el origen de la hebra interior L se localiza en el cluster de RNAts denominado WANCY (cada letra simboliza un aminoácido diferente). Los genes de proteínas se simbolizan de la sig. manera: Cyt *b* - citocromo *b*; subunidades CO I, CO II y CO de la citocromo oxidasa; subunidades ND1-6 de la NADH reductasa. Los genes de ARNt están representados por las tres letras de sus aminoácidos abreviados. Tomado de referencia 90.

Estudios genéticos mitocondriales

Loftus *et al.* (1994) caracterizaron por primera vez el patrón filogenético que muestra la secuencia nucleotídica de la región control o D-loop (displacement loop) del genoma mitocondrial bovino. Esta región consta de 910-920 pb, con una fuerte tendencia a la mutación por transiciones y una región hipervariable de 375 pb, que incluye casi el 60% del polimorfismo. En el estudio, se describieron 26 haplotipos (2/raza) de la D-loop para algunas razas nativas de Asia (India) (3 razas), Europa (6 razas) y África (4 razas), sus relaciones filogenéticas y la divergencia que existe entre ellos. El árbol filogenético mostró el agrupamiento de los haplotipos en dos ramas muy bien definidas, separadas de manera profunda, y casi totalmente congruentes con los dos fenotipos de ganado: una correspondiente a las razas europeas, todas *B. taurus*, y la otra correspondiente a las razas asiáticas *B. indicus*. Inesperadamente, todos los individuos de razas africanas cebuinas presentaron haplotipos del grupo europeo (Fig. 6). Para estimar el tiempo de divergencia de ambos clados de su último ancestro en común, se tomaron en cuenta dos tasas de sustitución nucleotídica, la primera tomada de la D-loop humana, y la segunda calculada a partir del tiempo de separación de un grupo externo cercano (el bisonte, *B. bison*). Los dos cálculos resultaron del orden de cientos de miles de años (210,000 y 740,000 años, respectivamente). La magnitud de esta separación filogenética, aunada a otras evidencias genéticas que concuerdan con las diferencias morfofisiológicas entre ambos tipos de ganado, fueron la confirmación de que *B. indicus* y *B. taurus* descienden de dos linajes, ya independientes desde tiempos previos a la domesticación y, por lo tanto, de que el ganado cebuino no es descendiente del taurino. Desde la publicación de este trabajo, la propuesta de un origen independiente del ganado *B. indicus* en alguna región del Valle del Indo (hoy Paquistán y noroeste de la India), ha sido favorecida por otros hallazgos arqueológicos y genéticos, como se verá más adelante. Por otro lado, a pesar del fenotipo cebuino de numerosas razas africanas y de la influencia cultural histórica del Levante en este continente, no existen haplotipos *B. indicus* en África, lo cual reveló el origen híbrido de gran parte del ganado africano y sugiere que la influencia cebuina ha sido predominantemente paterna, aunque los haplotipos maternos de origen asiático pueden estar ausentes por otras razones (pérdida por cuellos de botella poblacionales, por ejemplo) (92).

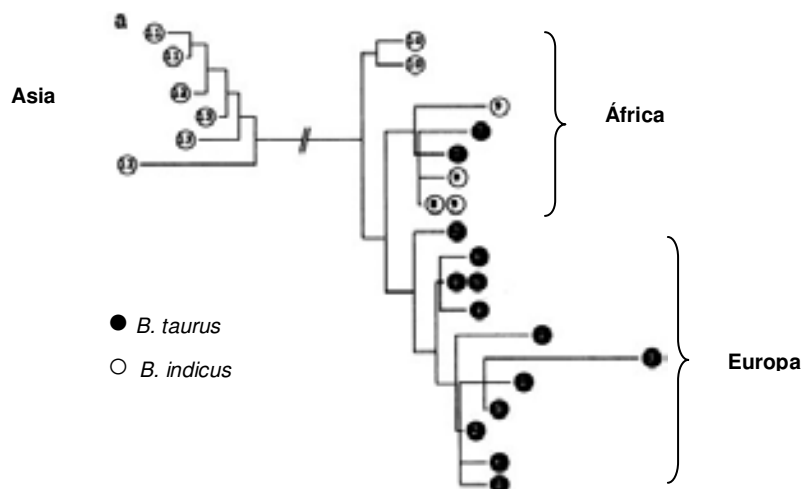


Figura 6. Filogenia mitocondrial de razas tanto cebuinas como taurinas de diferente origen continental. Los círculos negros representan secuencias de individuos con fenotipo taurino, mientras que los blancos representan a los de fenotipo cebuino. Aunque en África el fenotipo de algunas razas es cebuino, todas las secuencias son de tipo *B. taurus*. Tomado de referencia 92.

Posteriormente, Bradley *et al.* (1996) analizaron las secuencias de la región hipervariable de la D-loop de 90 individuos de razas procedentes de los tres continentes. Este enfoque poblacional (análisis de la varianza molecular entre poblaciones) confirmó la distribución de la diversidad genética entre los mismos dos grandes grupos, el euroafricano y el asiático, pero al excluir los haplotipos *B. indicus* de la India, reveló una subdivisión más entre el grupo africano y el europeo. Nuevamente, sin tomar en cuenta las secuencias asiáticas, la construcción de una red de haplotipos que muestra, tanto las relaciones entre ellos como la frecuencia poblacional de cada uno, permitió la identificación de un patrón notoriamente bipolar correspondiente, por un lado, a los especímenes africanos independientemente de su fenotipo y, por el otro, a los europeos; además, los haplotipos de cada polo del árbol convergen en un haplotipo predominante (patrón tipo estrella), posiblemente ancestral en cada continente (Fig. 7). Otro tipo de análisis, basado en la distribución de las diferencias entre pares de secuencias (*pairwise sequence mismatches*), fue utilizado para determinar algunos aspectos de la historia poblacional intercontinental. Éste sugiere que las poblaciones europeas y africanas sufrieron expansiones poblacionales de manera independiente, y con una datación que sí encaja con los tiempos neolíticos (hace 5,000 y 9,000 años, respectivamente), lo cual fue interpretado como la consecuencia del aumento poblacional humano que a su vez dependió de la domesticación. Finalmente, la magnitud del tiempo transcurrido desde la divergencia entre las poblaciones de la India y Euráfrica (hace 117,000-275,000 años) coincidió con el reporte previo, y reveló que la separación entre las poblaciones de Europa y África (hace 22,000-26,000 años) también precedió al Neolítico (93). El tiempo estimado de divergencia entre *B. taurus* y *B. indicus* es aún mayor si se calcula mediante microsatélites (610,000-850,000 años) (79).

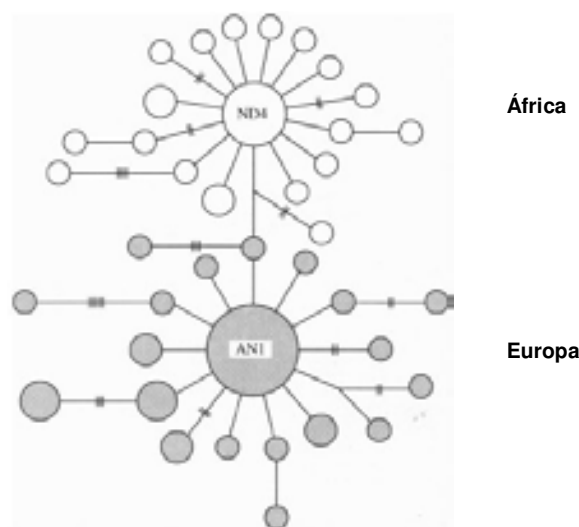
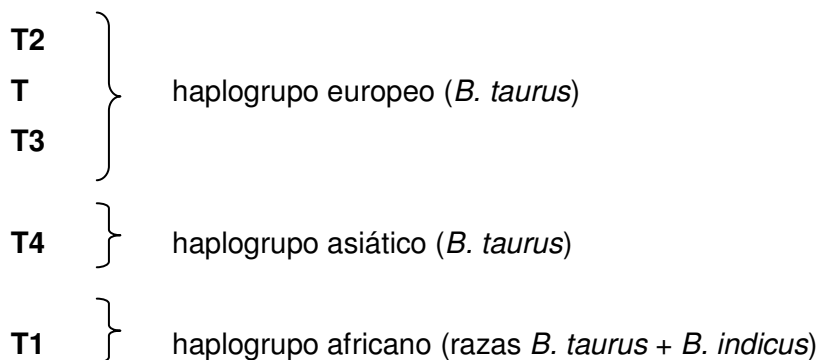


Figura 7. Red haplotípica (median network). Cada círculo representa un haplotipo diferente, mientras que su área representa su frecuencia relativa dentro de la población. Tomado de referencia 93.

A partir de los trabajos de Cymbron *et al.* (1999) (86) y posteriormente el de Troy *et al.* (2001) (94), se ha corroborado consistentemente, y cada vez con un mayor número de muestras, que existen cuatro grandes haplogrupos en la región hipervariable (240pb) de la D-loop bovina, de los cuales tres corresponden al linaje *B. taurus* y uno al *B. indicus*: el haplogrupo *B. taurus* europeo, el *B. taurus* africano (que incluye a las razas de fenotipo cebuino) (86, 87, 92-94), el *B. taurus* asiático (China, Corea y Japón) (95-98) y el *B. indicus* asiático (66, 92-94, 98). Tal como ocurre para la datación de la divergencia entre los linajes *B. indicus* y *B. taurus*, la escisión entre los haplogrupos al interior de este último rebasa la ventana de la domesticación (95). En todos los haplogrupos se han descrito secuencias consenso o referencia de cada familia, debido a que son las que están presentes con mayor frecuencia en las poblaciones correspondientes; asimismo, todos los linajes muestran patrones de diversidad coherentes con expansiones poblacionales recientes (ya sea por la topología de las filogenias, o por las distribuciones *mismatch* y estadístico F_s de Fu), que se han interpretado como eventos relacionados con el proceso de domesticación *per se* (alta sobrevivencia de linajes debido al crecimiento de las poblaciones bovinas al cuidado del ser humano), e incluso, en algunos casos, de ocurrencia independiente para cada uno (o sea, cuatro eventos de domesticación del ganado bovino); no obstante, esto último sigue en debate y se han propuesto hipótesis alternativas con base en nuevos hallazgos arqueológicos y secuencias de los ancestros bovinos silvestres (subespecies de *B. primigenius*, ver más adelante). A continuación, se presenta la nomenclatura abreviada solamente para las subdivisiones al interior del linaje *B. taurus*, la cual hace referencia a sus secuencias consenso, y se ha hecho de uso generalizado después de Troy *et al.* (2001) y Mannen *et al.* (2004) (Figura 8A) (95, 95). Además, en la figura 9 se ilustran: las relaciones entre estos haplotipos (*reduced median network*), las sustituciones que los definen respecto al haplotipo europeo más común **T3** (también en figura 8B) y sus frecuencias relativas en los tres continentes (indicadas por el área de los círculos) (67, 99).

A.



B.

	0	0	0	0	1	1	2
	4	5	5	9	1	8	5
	2	0	7	3	3	5	5
T3	T	C	G	G	T	G	T
T	•	•	•	•	•	•	C
T2	•	•	C	•	•	A	C
T4	C	•	•	A	•	•	•
T1	•	T	•	•	C	•	C

Figura 8. Familias haplotípicas al interior del linaje *B. taurus*. A) Nomenclatura adoptada para cada familia dependiendo de su haplotipo consenso más frecuente . B) Posiciones dentro de la región hipervariable D-loop (16,023-16262), menos 16,000pb, donde se encuentran las mutaciones que definen a cada haplotipo consenso con respecto al T3.

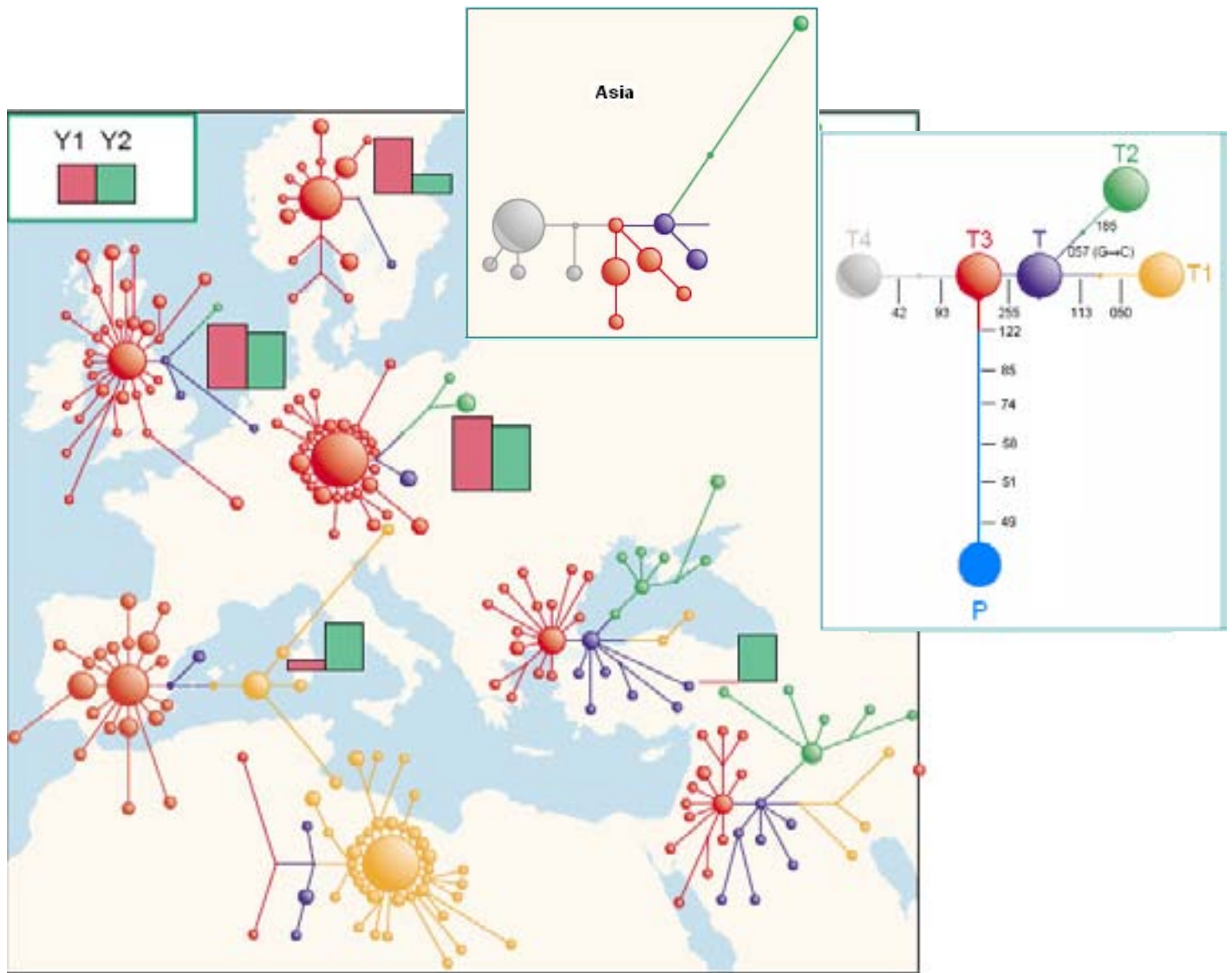


Figura 9. Redes haplotípicas mitocondriales (reduced median networks) y frecuencias de haplotipos Y1 y Y2 del cromosoma Y bovino superimpuestas a las áreas de distribución del ganado *B. taurus*. Las frecuencias haplotípicas están representadas por el área de los círculos. La región hipervariable de la D-loop se encuentra en las posiciones 16,023-16,262 (240pb) del genoma mitocondrial bovino. El haplotipo **T3** es tomado como la secuencia consenso para definir el resto de los haplotipos taurinos. Este haplotipo y sus derivados son los más frecuentemente encontrados en animales de razas europeas, también distribuidos en el Creciente Fértil y este de Asia, pero raramente encontrados en África. En la figura del cuadro superior derecho se indican las posiciones donde ocurren los cambios que definen el resto de las secuencias consenso (menos 16,000). El haplogrupo **T1** (050, 113, 255) es el más representado en África y se encuentra casi exclusivamente en este continente, con la excepción de algunas razas ibéricas y el suroeste asiático. Los haplogrupos **T** (255) y **T2** (057, 185, 255) se encuentran bien representados en el Cercano Oriente pero con menor frecuencia en Europa. Tomando en cuenta que en esta región además se distribuyen los grupos **T3** y **T1**, su mayor diversidad haplotípica es congruente con esta región geográfica como fuente de la diversidad europea. El haplogrupo **T4** (042, 093) sólo se ha encontrado en países del este de Asia, donde también se encuentra representada la diversidad del Cercano Oriente. Finalmente, se muestra el haplogrupo **P** (*B. primigenius*). Con las barras verde y rojo se representan las frecuencias de los haplotipos del cromosoma Y bovino denominados **Y1** y **Y2**. Se observa la existencia de un gradiente en la distribución de estos haplotipos en sentido norte-sur, siendo el **Y1** más frecuente en las razas del norte de Europa y descendiendo en frecuencia hasta desaparecer en el Cercano Oriente, donde predomina el **Y2**. El **Y1** ha sido encontrado como el más frecuente en especímenes *B. primigenius* europeos, lo cual es indicativo de su influencia paterna en los hatos de bovinos domésticos. Igualmente, la presencia del haplotipo **T4** en Asia del este se ha interpretado como el influjo de *B. primigenius* (vía materna), o su domesticación local (Modificado de referencias 67 y 99).

Anteriormente, se pensaba que la diferenciación morfológica entre uros y vacunos domésticos podía deberse a factores ambientales y no al proceso de divergencia resultante de la domesticación en sí, de tal manera que eran considerados una sola especie, habiendo sido los primeros designados *B. taurus primigenius* o *B. primigenius indicus* solamente como alusión a su antigüedad; sin embargo, la posibilidad de obtener mtDNA de restos arqueológicos europeos ha permitido descubrir una discontinuidad genética entre los uros taurinos y los bovinos domésticos. Como puede apreciarse en la figura 10, las secuencias de uros (con una antigüedad de 4,000-12,000 años) rescatados de diversos asentamientos europeos forman un clado independiente dentro de la filogenia bovina. Éste se encuentra más cercanamente relacionado con *B. taurus* que con *B. indicus* y equidistante a los haplogrupos euroasiático y africano al interior del primero (94, 100, 101). La distancia evolutiva que separa a *B. primigenius* de *B. taurus* ha sido considerada suficiente para asignarle esta nomenclatura como especie individual (hace 32,000-76,500 años) (101). Presumiblemente, una separación similar existió entre los uros taurinos africanos, los uros cebuinos y sus respectivos equivalentes domésticos.

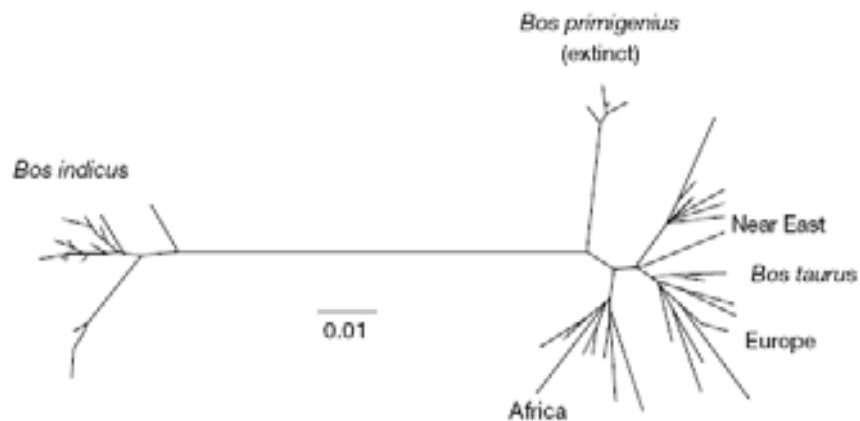


Figura 10. Filogenia de haplotipos de mtDNA (región hipervariable de la D-loop) construida con el método Neighbor Joining de *B. primigenius*, *B. taurus* y *B. indicus*. Tomada de referencias 94.

El origen de los uros data de hace aproximadamente 1.5-2 millones de años, en la India. Durante el Pleistoceno, sus poblaciones alcanzaron Asia, Europa y África, extendiéndose o contrayéndose conforme se alternaban los periodos glaciares e interglaciares. Tradicionalmente, sus restos arqueológicos se han clasificado en tres subespecies que sobrevivieron hasta el Neolítico y de las cuales se supone que derivan los bovinos domésticos: la *B. primigenius namadicus*, de la India, la *B. primigenius primigenius*, de Europa (excepto Escandinavia, Irlanda y la parte norte de Rusia) y el resto de Asia, y la *B. primigenius opisthonomus* del norte de África. Como ya se mencionó, esta clasificación inicialmente basada en caracteres morfológicos, adecuada a su distribución continental y a los eventos históricos, actualmente pareciera natural tomando en cuenta los datos genéticos. De acuerdo con éstos, cada subespecie de *B. primigenius* fue domesticada independientemente en alguna zona de su rango de distribución, dando lugar a las poblaciones ancestrales

de *B. taurus* y *B. indicus*. De manera simultánea al proceso de domesticación, la caza humana de uros continuó, y ésto, sumado a la competencia con los hatos domésticos, provocó que sus poblaciones desaparecieran gradualmente hasta que, en el s. XVII, se extinguieron (92, 102).

2.2 Ancestría mitocondrial de los bovinos Criollos Latinoamericanos

Desde que comenzó el estudio de la diversidad genética mitocondrial de los bovinos Criollos Latinoamericanos, la descripción de haplotipos nuevos ha sido una constante. Hasta la fecha, poblaciones de algunas islas caribeñas (Santa Lucía, Antigua, Guadalupe) (103, 104), Argentina (103, 106), Brasil (105), Bolivia (106) y Colombia (107) han sido analizadas. En todas ellas, se ha reportado la presencia tanto de la familia haplotípica europea T3, como de la familia africana T1. La ascendencia mitocondrial de las razas Criollas (todas taurinas) ha confirmado los datos históricos sobre su arribo a América desde España y Portugal, pero también ha expuesto algunas novedades. Dado que la diversidad mitocondrial ibérica incluye la familia T1, sobre todo las poblaciones del sur de la península con mayor contacto africano, no es extraño encontrarla en los bovinos americanos; además, se sabe que la mayor fracción de colonizadores españoles y portugueses provenían de esa región. Sin embargo, en América ha aparecido un nuevo grupo de haplotipos, denominado AA, que no ha sido hallado ni en el Continente Africano ni en la Península Ibérica (excepto raza española Retinta, ver a continuación) u otras costas mediterráneas. La secuencia consenso de este grupo (AA1) posee las tres mutaciones características del haplotipo T1 (posiciones 050, 113, 255) con respecto al T3 más otras cuatro (posiciones 053, 122, 139 y 196), de tal manera que es genéticamente más distante del T1 que este último del T3 (Fig. 11) (103-105), sin embargo, se le ha designado un origen africano.

Inicialmente, debido a la inexistencia del AA en las razas ibéricas, se argumentó que su hallazgo en América debía ser resultado de la importación directa de ganado africano, el cual habría compartido las naves con los esclavos del noroeste de África que fueron traficados durante las invasiones europeas (104, 105). Poco después, esta explicación pareció innecesaria puesto que se describieron haplotipos AA en la raza española Retinta, lo cual es congruente con la ascendencia mixta, africana y europea, de los bovinos ibéricos y, por lo tanto, de los americanos (103).

Al analizar la composición haplotípica de todas las poblaciones de Criollos, Lirón *et al.* (2006) notaron que la distribución geográfica del haplogrupo AA es disyuntiva entre las ex colonias españolas (Argentina, Bolivia y Colombia) y las ex colonias lusitanas, británicas o francesas (Brasil y Antillas Menores), encontrándose solamente en las segundas. Además, destacaron que los animales de la raza Retinta portadores de haplotipos AA provienen de poblaciones brasileñas modernas, las cuales posiblemente han tenido hibridación con los Criollos locales; es decir, los haplotipos AA están presentes en individuos retintos como producto de introgresión reciente en el Continente Americano, y no por su ocurrencia en las poblaciones ibéricas ancestrales; por otra parte, la frecuencia de la familia AA en Criollos brasileños y del Caribe es incluso mayor que la frecuencia de la familia T1; finalmente, la diversidad haplotípica AA corresponde a cuatro haplotipos en los criollos (AA1-4), mientras que en esa raza española corresponde

solamente a uno, que es además el más frecuente en las poblaciones americanas (AA1). En su revisión, estos autores rebautizan a la familia AA como T1a para diferenciarla de la T1 (la cual incluye a la secuencia consenso T1 más el resto de los haplotipos africanos encontrados en Latinoamérica) y concluyen que, mientras los haplotipos T1a permanezcan ausentes en las razas ibéricas, no se pueden descartar dos orígenes continentales de los criollos americanos (108). Es de subrayar que, aunque la presencia de esta familia haplotípica sólo ocurre en las ex colonias de Portugal, Francia e Inglaterra, la singularidad de las poblaciones criollas de las ex colonias españolas (Fig. 11) sólo está validada por el estudio en tres países y México, una de las colonias más importantes, no había sido muestreada.

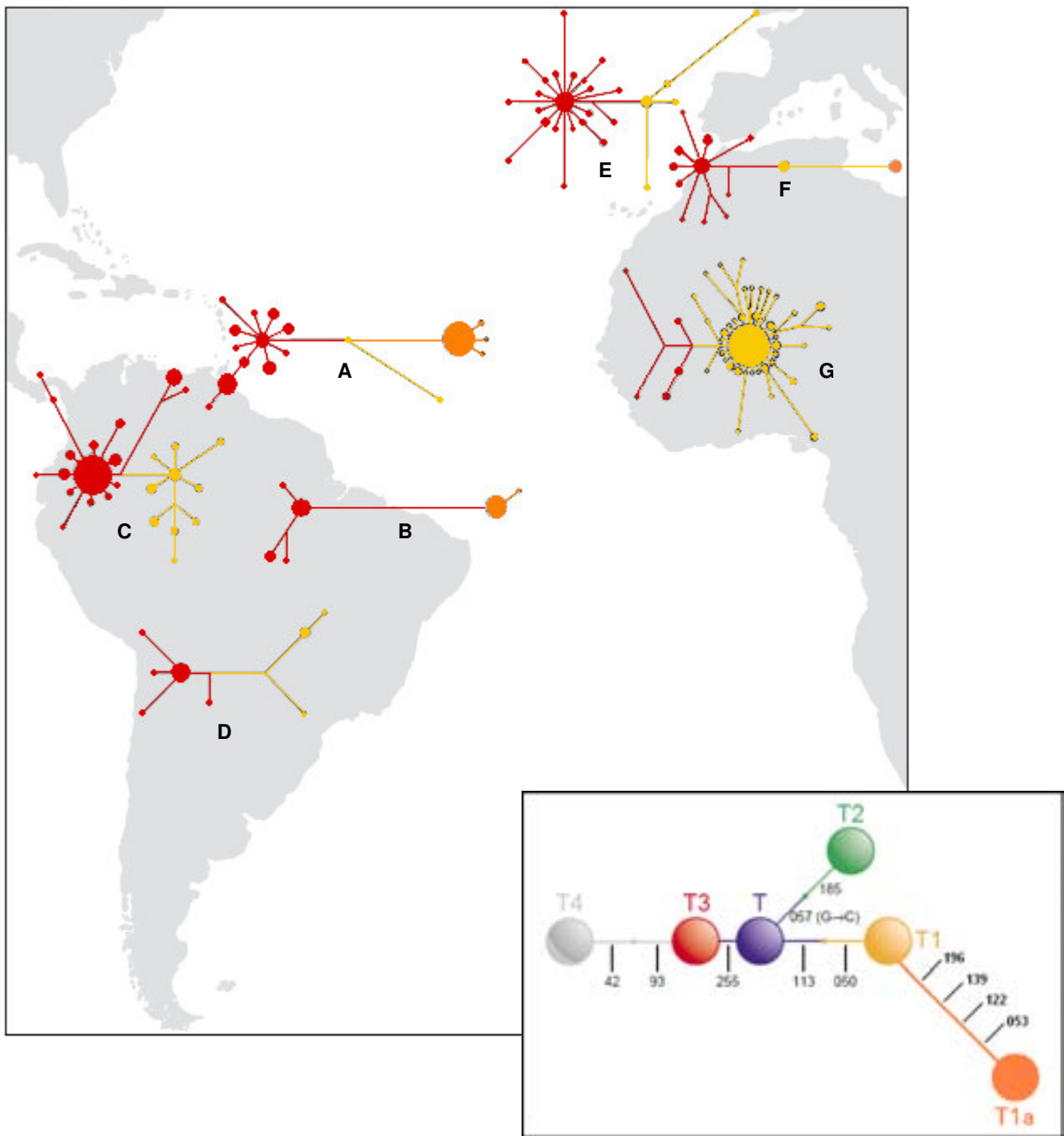


Figura 11. Composición haplotípica de los bovinos Criollos Latinoamericanos. En el mapa puede observarse la distribución y frecuencias relativas de los haplotipos de la región hipervariable D-loop (indicadas por el área de los círculos) en El Caribe (A), Brasil (B), Colombia (C) y Argentina + Bolivia (D). Nótese que la familia T1a (naranja) no se encuentra en España (E) ni en sus ex colonias, tampoco en Portugal (F) ni África (G). En rojo, todas secuencias europeas (T, T2 y T3) y, en amarillo, todas las secuencias africanas. Modificada de referencias 67 y 108.

3. Hipótesis

- Las poblaciones de Bovinos Criollos Mexicanos (BCM) no poseen mitocondrias de *B. indicus*, puesto que su aislamiento geográfico las ha mantenido ajenas a la influencia de razas cebuinas que se han venido importando desde la década de los 1930's.
- La constitución haplotípica de los BCM es una submuestra de la encontrada en las razas españolas, la cual incluye las familias *B. taurus* europea T3 y africana T1.
- Los vacunos mexicanos no son portadores de los haplotipos T1a, tal como se ha observado en especímenes de otras ex-colonias españolas.
- En México existen haplotipos nuevos, es decir, que no han sido previamente descritos.
- Los BCM son genéticamente distintos a otras razas Criollas del continente, ya que en cada país o región la diversidad inicial pudo ser diferente y han sufrido procesos demográficos igualmente distintos, así como adaptación local. Asimismo, es posible que los BCM permanezcan más cercanos a las razas Criollas que a las razas españolas, ya que en éstas se ha perdido mayor diversidad genética como consecuencia del manejo humano y la sustitución/introgresión con razas importadas.
- Al interior del país también puede haber diferenciación poblacional como consecuencia de la selección natural local y otras fuerzas evolutivas.
- Los parámetros de diversidad mitocondrial para los BCM son altos, comparables a los de otras razas Criollas, los cuales, a su vez, son semejantes a los de los presuntos centros de domesticación de *B. taurus* (suroeste asiático y norte africano).
- La señal genética de expansión poblacional atribuida al evento de domesticación de *B. taurus*, puede encontrarse en el ganado latinoamericano.

Objetivos

General

Describir la diversidad genética mitocondrial (región control o *D-loop*) de los BCM.

Particulares

i) Obtener secuencias de la región hipervariable de la región control mitocondrial de ocho poblaciones de bovinos mexicanos (seis de Criollos Mexicanos y dos de otros bovinos de ascendencia española: bovinos de Lidia y Criollo Lechero Centroamericano).

ii) Describir los haplotipos, determinar la existencia de nuevas secuencias e investigar las relaciones que existen entre ellas.

iii) Investigar el origen geográfico de los haplotipos mexicanos encontrados.

iv) Estimar los índices de diversidad genética para los BCM y compararlos con los de otras poblaciones criollas latinoamericanas e ibéricas.

v) Calcular la distancia genética entre los BCM y otras poblaciones criollas e ibéricas.

4. Material y métodos

Muestras

Las seis localidades de muestreo para los BCM fueron: Baja California Sur (N=15), Chihuahua (N=10), Durango (N=10), Nayarit (N=8), Guerrero (N=12), Puebla (N=11); adicionalmente, se obtuvieron muestras de dos poblaciones mexicanas también descendientes de los bovinos españoles, Bovinos de Lidia (N=4) y Criollo Lechero Centroamericano (N=23). Las muestras sanguíneas fueron conservadas en anticoagulante (EDTA 27 mM o 1% final) (109). Estos animales se consideran Criollos puros por haber permanecido en aislamiento genético de otras razas taurinas y cebuinas modernas. Por ejemplo, en el caso de los Criollos de Chihuahua, las muestras provienen de comunidades aisladas geográficamente de la Sierra Tarahumara; los Criollos de Durango, de la Sierra Duranguense; los Criollos de Nayarit, de la Sierra Nayarita y los Criollos de Guerrero, de Tierra Caliente.

Extracción de DNA

Para cada muestra, un volumen de 1 ml de sangre es lavado dos veces con agua bidestilada estéril fría (con 1 volumen cada vez, vortexeando perfectamente y centrifugando a 12,000 rpm/12 min/4°C. Después de decantar, la pastilla se resuspende en 0.5 ml de solución de lisis (Tris HCL 10 mM pH8, 400 mM NaCl, 20 mM EDTA, 0.5% SDS), complementada con RNasa (15 ug/ml final) y se incuba a 37°C/1hr. A continuación, se adiciona proteinasa K (50 ug/ml final) y se incuba nuevamente durante 2 hrs/55°C y posteriormente 1hr/60°C. Se agrega NaCl (2M final) y se mezcla por 15 seg. Posteriormente, se centrifuga a 12,000 rpm/10 min y se recupera el sobrenadante. Éste se precipita con un volumen de isopropanol y se incuba 1 hr/-20°C. Transcurrido este tiempo, se centrifuga a 12,000 rpm/10 min/4°C y se decanta. La pastilla se lava dos veces con 0.5 ml de etanol al 70%, centrifugando 5 min/10,000 rpm. Finalmente, los residuos de etanol son eliminados por centrifugación al vacío. La pastilla de DNA genómico es resuspendida en agua bidestilada estéril (aprox. 200ul) para ser cuantificado (109). El DNA fue utilizado como templado para amplificar, mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), la región hipervariable de la región control o D-loop del mtDNA para su posterior secuenciación.

Amplificación y secuenciación de mtDNA

Se amplificó un fragmento de ~1kb (posiciones 15,675-16,338 y 1-385 de acuerdo con la secuencia *B. taurus* de referencia. Este fragmento incluye toda la región control del mtDNA (posiciones 15,792-16338 y 1-363) (88). Las condiciones de amplificación fueron las siguientes: 1 ciclo de desnaturalización inicial a 94°C/5 min; 30 ciclos de desnaturalización a 94°C/1 min, alineación a 56°C/30seg y extensión a 72°C/1 min; y 1 ciclo de extensión final a 72°C/5 min. Cada reacción de amplificación se realizó en 50µl, conteniendo: 250ng de DNA genómico, solución amortiguadora de reacción 1X, 1.5mM MgCl₂, 0.4µM de cada iniciador o primer (Forward: MIT3^{15,675-15,694}-ATATACTGGTCTTGTAACC y Reverse: MIT4⁴⁰⁴⁻³⁸⁶-AGGCATTTTCAGTGCCTTG), 0.2mM dNTP's y 0.25U Taq polimerasa. Las reacciones se realizaron en un termociclador Techne, modelo

FTGENE2D. La evaluación de los productos de PCR se realizó por electroforesis en geles de agarosa al 2% + TBE 1X, utilizando como marcador de peso molecular el ADN λ /BstEII (100 ng/ μ l), teñidos con bromuro de etidio y visualizados con luz UV. Se observó una sola banda y el producto de PCR se purificó por filtración a través de columnas de Shepadex G50.

El fragmento purificado de DNA se empleó para la reacción de secuenciación. Se utilizó el método de terminación de la cadena por dideoxinucleótidos con el Kit comercial "BigDye™ terminator Cycle Sequencing" v.3.1 (PE, Applied Biosystems Foster, CA USA), siguiendo las instrucciones del proveedor. Los iniciadores empleados durante la reacción de secuenciación fueron Fw: MIT3^{15,675-15,694} 5'-ATATACTGGTCTTGTAAC-3' y Rv: MITR³⁴⁻¹⁵-5'-GTTATGTGTGAGCATGGGCT-3' (Fig. 12). Estos iniciadores internos fueron diseñados utilizando la secuencia completa de la región control de *B. taurus* mediante el programa Primer Designer versión 1.02) (110). Al término, los reactivos no incorporados en la reacción se eliminaron por filtración a través de columnas de Shepadex G50. El volumen recuperado se colocó en un concentrador de DNA (Automatic SpeedVac, modelo VR1) hasta secarse completamente y enviado al Instituto de Investigaciones Biomédicas para su lectura (secuenciador automático ABI PRISM 310 Genetic Analyzer, PE Applied Biosystems, Foster City USA).

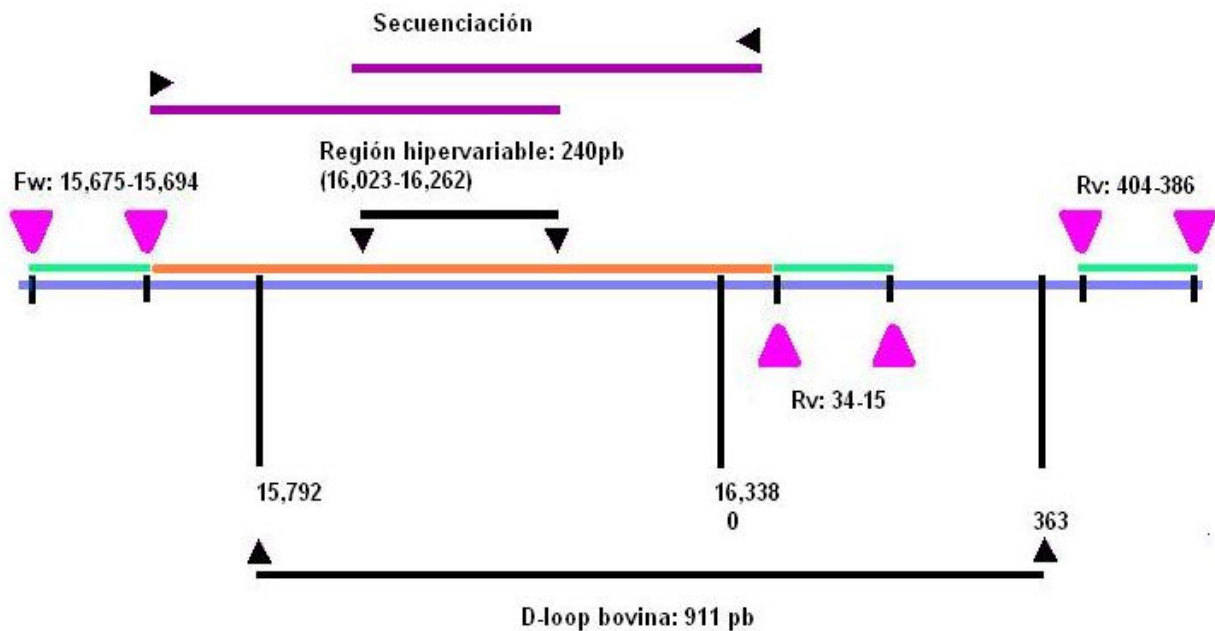


Figura 12. Región hipervariable de la región control o D-loop del genoma mitocondrial bovino. La región hipervariable (240pb) se sitúa entre las posiciones 16,023-16,262 dentro de la región control (911pb), la cual está ubicada entre las posiciones 15,792-0 y 1-363. Los iniciadores Fw (posiciones 15,675-15,694) y Rv (posiciones 404-386) permitieron la amplificación de una región de >1kb que incluye toda la región control. Este mismo iniciador FW más el iniciador Rv (posiciones 34-15) permitieron la secuenciación de las cadenas *forward* y *reverse*, respectivamente. Con el empalme de ambas cadenas se obtuvo una secuencia consenso de ~240pb para cada individuo.

Edición y alineación de las secuencias

Las secuencias *forward* y *reverse* de cada individuo se empalmaron y editaron con el programa CHROMAS v.1.62 (Technelyium Pty. Ltd., Queensland, Australia) para obtener una secuencia consenso de ~240pb correspondiente a la región hipervariable de la región control (111). A continuación, se alinearon con respecto a la secuencia consenso *B. taurus* (haplotipo T3) (88, 94) con el programa ClustalW habilitado en MEGA (112). Una vez determinados los diferentes haplotipos, cada uno fue comparado con los haplotipos bovinos publicados hasta el momento en la base de datos GenBank, donde también está indicado el origen geográfico de los individuos analizados (113).

Red de haplotipos

Utilizando el programa Network v.4.5.0.0, se construyó una red de haplotipos (*median-joining network*) que refleja tanto las relaciones filogenéticas entre secuencias como su frecuencia poblacional. Este análisis muestra los cambios que ocurren entre las secuencias y es considerado particularmente útil para estudios intraespecíficos, cuando la diferenciación genética es poco profunda (114, 115).

Árboles filogenéticos

Con los programas MEGA (112) y DnaSP (116), se calcularon las distancias genéticas (calculadas con base en el modelo de sustitución Kimura 2 parámetros, K2P) entre pares de secuencias (112) y las distancias F_{st} entre poblaciones (116). A partir de éstas, con el programa MEGA (112) se construyó un árbol filogenético (con el método Neighbor Joining, NJ) que reflejan las relaciones entre secuencias individuales (112), mientras que con el programa NEIGHBOR incorporado en el paquete PHYLIP (117), se realizó el árbol correspondiente (NJ) para los grupos (poblaciones) de secuencias. Las poblaciones comparadas se muestran en la Tabla 1. También con el DnaSP, se realizó una estimación del número de migrantes por generación entre poblaciones (N_m) a partir de las distancias F_{st} entre poblaciones. Para tal estimación se asume una estructura poblacional tipo islas (*island model*) (Wright, 1951).

Índices de diversidad genética

Los grupos de secuencias nucleotídicas recabadas del GenBank (Tabla 1) y las obtenidas para los BCM se analizaron con los programas DnaSP (116) para obtener los siguientes índices de diversidad genética:

- Diversidad haplotípica o heterocigosis esperada (\hat{H}). Es la probabilidad de que dos haplotipos escogidos al azar sean diferentes. Obtenida según Nei (1987) (116).

$$\hat{H} = \frac{n}{n-1} \left(1 - \sum_{i=1}^k p_i^2 \right)$$

donde,

n = número de copias homólogas del locus en la muestra

k = número de haplotipos diferentes

p_i = frecuencia del haplotipo i -ésimo

- Diversidad nucleotídica (π_n). Es la probabilidad de que dos nucleótidos con homología de posición, tomados al azar, sean diferentes. Obtenida según Tajima (1983) y Nei (1987).

$$\hat{\pi}_n = \frac{\sum_{i=1}^k \sum_{j<i} p_i p_j \hat{d}_{ij}}{L}$$

donde,

k = número de haplotipos diferentes

L = número de loci (nucleótidos analizados)

p_i = frecuencia del haplotipo i-ésimo

p_j = frecuencia del haplotipo j-ésimo

d_{ij} = proporción de nucleótidos diferentes entre los haplotipos i-ésimo y j-ésimo

Cambios en el tamaño poblacional

El análisis de cómo están distribuidas las frecuencias de las diferencias entre pares de secuencias (*mismatch distributions*) permite estudiar la historia demográfica de las poblaciones. La forma cualitativa de las distribuciones observadas es comparada con aquella de las distribuciones esperadas bajo diversos modelos demográficos (116). Las pruebas de neutralidad como los estadísticos D de Tajima (Tajima, 1989), F_s de Fu (Fu, 1997), así como los D^* y F^* de Fu y Li (Fu & Li, 1993), además de evidencias de selección natural, también detectan señales de crecimiento poblacional en el polimorfismo de las secuencias (116). Se realizaron ambos tipos de cálculos con el programa DnaSP para las poblaciones mexicanas, latinoamericanas y del Viejo Mundo (Tabla 1).

Rarefacción

Se realizaron curvas de rarefacción con los datos de las poblaciones de la Tabla 1 para observar el comportamiento de su diversidad haplotípica. La rarefacción es utilizada en ecología para comparar y predecir la diversidad observada entre sitios, tratamientos o hábitats que no han sido muestreados equitativamente. Con el fin de hacer comparables los datos genéticos entre poblaciones, cuyos tamaños (N) de muestra son distintos, se extraen submuestras de la muestra más grande y se calcula la riqueza esperada de haplotipos en las primeras, basándose en las frecuencias (en este caso haplotípicas) de la muestra mayor. El proceso se repite para submuestras de diferentes tamaños. La curva de rarefacción muestra el cambio en el valor esperado de riqueza de haplotipos de acuerdo al tamaño de la muestra (113b).

Tabla 1. Poblaciones bovinas de referencia y las obtenidas para México. Algunos datos han sido publicados como estudios poblacionales, mientras que otros han sido publicados solamente como secuencias individuales en el GenBank (113).

Poblaciones	N	Referencia
México	93	
Baja California Sur	15	el presente trabajo
Chihuahua	10	
Durango	10	
Nayarit	8	
Guerrero	12	
Puebla	11	
Criollo Lechero Centroamericano	23	
Lidia	4	
América del Sur	256	
Argentina	12	134
	9	Giovambattista <i>et al.</i> 2007(Genbank)
Brasil	30	134
Colombia	110	137
Ecuador	8	Giovambattista <i>et al.</i> 2007(Genbank)
Antigua	21	138
Santa Lucía	13	138
Guadalupe	28	135
	25	138
España	123	
	112	129
	11	120
Portugal	123	
	74	129
	49	119
Península Ibérica^a	246	
Europa^b	383	
	73	120
	261	129
	49	119
Europa oriental^c (Península de los Balcanes)	74	
	12	120
	62	129
Europa noroccidental^d	121	
	108	120
	6	117
	7	118
Oriente Medio^e	37	120

Tabla 1. Continuación.

Poblaciones	N	Referencia
Anatolia^f	63	
	43	120
	20	129
Asia	160	
Korea	12	122
	27	Kim <i>et al.</i> 2004 (Genbank)
Japón	32	121
China	71	124
	18	Lei <i>et al.</i> 2002 (Genbank)
África^g	232	
	82	120
	150	129

^a razas de España + Portugal

^b razas de Países Bajos (94), Alemania (94), Suiza (94), Francia (87, 94), Italia (87, 94), España (87, 94) y Portugal (86, 87).

^c razas de Albania, Bulgaria, Grecia, Serbia, Eslovenia, Rumania (87) y Macedonia (94).

^d razas de Gran Bretaña (Escocia e Inglaterra) (92, 93, 94), Irlanda, Islandia y Noruega (94).

^e razas de Siria e Iraq (94).

^f razas de Turquía (94, 87).

^g razas de Algeria (87), Libia (87), Marruecos (87), Túnez (87), Egipto (87, 94), Sudán (87, 94), Guinea (94), Camerun (94), Chad (94).

^h razas *B. indicus*.

5. Resultados

Secuencias mitocondriales de los BCM

En la Tabla 2 se presenta el número de individuos por localidad cuya secuencia fue amplificada y secuenciada exitosamente (Fotografías 1 y 2, Apéndice I). En total, se obtuvieron 93 secuencias (~240pb) de la región hipervariable de la región control del mtDNA, 66 de las cuales corresponden a BCM, 23 a la raza criolla Lechero Centroamericano y 4 a la raza española Bovino de Lidia. Estos últimos 27 especímenes pertenecen a poblaciones mexicanas.

Tabla 2. Número de secuencias (N) obtenidas en cada población y las claves con las que éstas se identificarán en adelante.

Poblaciones bovinas	Clave	N
Baja California Sur	BCB	15
Chihuahua	BCCh	10
Durango	BCD	10
Nayarit	BCN	8
Guerrero	BCG	12
Puebla	BCP	11
Criollo Lechero Centroamericano	BCLC	23
Lidia	BL	4
Total		93

Haplotipos que portan los BCM y las relaciones entre ellos

Con la alineación de las 93 secuencias obtenidas con respecto a la secuencia consenso T3 de *B. taurus* (88, 94) fueron identificados 30 haplotipos definidos por 27 sitios variables (23 transiciones, 3 transversiones y 1 delección). Éstos son nombrados H1-H30. La alineación de estos 30 haplotipos con respecto a la secuencia consenso T3 se muestra en la Tabla 3, donde se puede apreciar que el H1 es idéntico al T3 (H1/T3, de aquí en adelante), el haplotipo europeo consenso; por su parte, el H3 es idéntico al T1 (H3/T1, de aquí en adelante), el haplotipo africano consenso. En los BCM se encontraron 28 haplotipos (H1-H27, H29), de los cuales 5 (H10, H11, H17, H27, H29) no han sido previamente descritos. La composición haplotípica de los BCLC y los BL consistió de 7 y 4 haplotipos, respectivamente, mientras que en ambas poblaciones se encontró un haplotipo nuevo (H28 y H30, respectivamente). Sumándolos, dan un total de 7 haplotipos nuevos en las poblaciones mexicanas. En nuestra muestra de 93 especímenes descendientes de bovinos españoles, no se encontraron secuencias representantes del linaje *B. indicus* (cebuinas) (66), ni de las familias *B. taurus* (taurinas) europeas (T, T2), la asiática (T4), tampoco representantes de la familia africana americana (T1a) (Tabla 3).

Después de una doble secuenciación, el H29 resultó ser heteroplásmico (G y A en la posición 16,099), por lo cual fue excluido de los análisis filogenéticos.

Mediante la construcción de un árbol filogenético (Fig. 14A) y una red de haplotipos (Fig. 14B), se observó que los 29 haplotipos mexicanos se agruparon ya fuera con la familia europea T3, o con la africana T1. En la red, pueden observarse las relaciones que guardan los 29 haplotipos mexicanos así como su frecuencia relativa en la muestra total (N=92).

Con otro tipo de árboles (Fig. 15 y 16), es posible apreciar las distancias genéticas (F_{st}) que existen entre las poblaciones mexicanas, así como entre éstas, algunas latinoamericanas, españolas y portuguesas (Tabla 1).

El (*) señala los haplotipos nuevos. En total, 18 haplotipos (60 %) se clasificaron como europeos (H1/T3, H4, H5, H7, H8, H10*, H12, H14, H15, H16, H19, H20, H21, H23, H24, H25, H28*, H30*) y 11 (36.6 %) como africanos (H2, H3/T1, H6, H9, H11*, H13, H17*, H18, H22, H26, H27*). El porcentaje restante (3.3%) corresponde al haplotipo heteroplásmico (H29). En el grupo europeo, todas las secuencias se desviaron de la consenso H1/T3 sólo por una o dos mutaciones, mientras que en el grupo africano, tres de ellas no compartieron una u otra de las tres mutaciones diagnósticas de la consenso H3/T1 (16,050, 16,113 y 16,255) (Tabla 3). En la muestra total (N=92, excluyendo al H29) de animales descendientes de bovinos españoles (BCM + BCLC + BL), el 65% de los individuos portaron cromosomas europeos, mientras que el 35 % restante fueron africanos. El porcentaje correspondiente sólo para los BCM es de 55% y 45%, respectivamente, mientras que para los BCLC esta fracción cambia a 82.5% de origen europeo y 17.5% de origen africano. En los BL no hubo individuos portadores de la familia haplotípica africana. En la Tabla 6 se presentan: a) la distribución y frecuencia de los 30 haplotipos en las poblaciones de BCM, BCLC y BL; b) su identidad europea o africana; y c) la frecuencia de estas dos familias al interior de las poblaciones.

Puede observarse que, aunque el número de haplotipos africanos y su frecuencia en la muestra mexicana total son menores que los europeos, a nivel de las poblaciones individuales se encuentran como mayoría en tres de ellas (BCG, BCP y BCN); mientras que los haplotipos europeos son mayoría en las tres restantes (BCCh, BCD y BCB) y en las otras dos poblaciones de ascendencia española (BCLC y BL) (Tabla 6). En cuanto al número de haplotipos, la población más diversa fue la BCCh (h=9), seguida de BCLC (h=9), BCB (h=7), BCD (h=6), BCG (h=6), BCN (h=5), BL (h=4) y BCP (h=3) (Fig. 17).

Los haplotipos H1/T3 (23%) y H3/T1 (13.6%) son los de mayor frecuencia en los BCM (y en la muestra total, con un 32% y 11.8%, respectivamente). El H1/T3 estuvo presente en las ocho poblaciones estudiadas; por su parte, el H3/T1 lo estuvo en cinco de ellas (BCCh, BCN, BCP, BCG y BCLC). El tercer haplotipo más frecuente en los BCM es el haplotipo H2a (12.1%), seguido de los H4e y H5e (7.6% cada uno), el H6a (6%), y los H8e y H9a (3% cada uno). El resto, se encuentra representado sólo por una secuencia: H7e, H10e*, H11a*, H12e, H13a, H14e, H15e, H16e, H17a*, H18a, H19e, H20e, H23e, H27a* y H29a* (equivalente al 1.5% cada una) (Tabla 6).

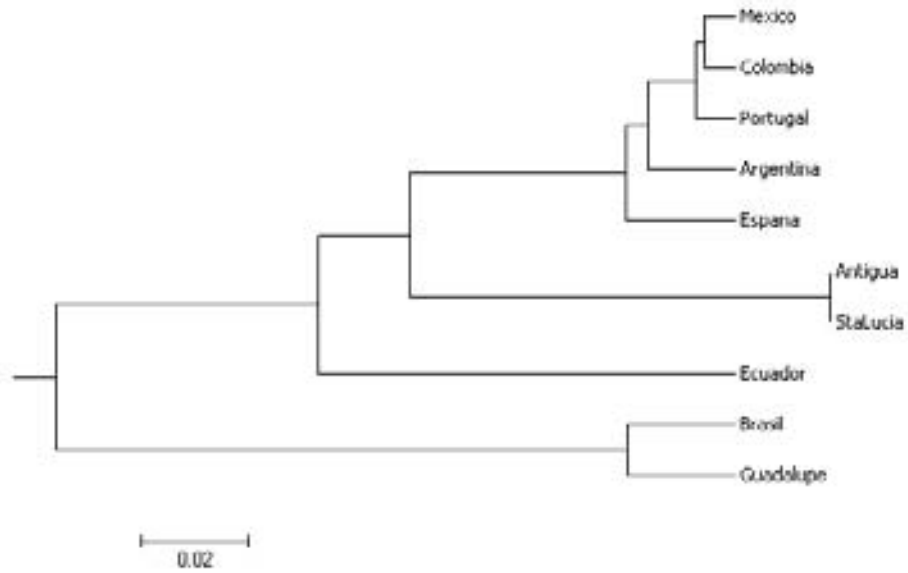


Figura 15. Árbol filogenético obtenido con el método Neighbour Joining a partir de las distancias F_{st} entre las poblaciones americanas e ibéricas.

Tabla 4. Distancias F_{st} y N_m entre poblaciones americanas e ibéricas.

	Col	Arg	Bra	Gpe	Ant	S.Luc	Ecu	Méx	Esp	Por
Col		14.57	1.40	3.62	3.31	3.35	2.59	43.78	12.01	27.29
Arg	0.0333		1.58	3.72	3.62	3.35	2.43	14.70	9.80	16.00
Bra	0.2634	0.2408		11.84	0.85	-	0.50	1.60	0.94	1.31
Gpe	0.1217	0.1184	0.0405		1.65	1.85	0.91	4.78	2.03	3.30
Ant	0.1317	0.1214	0.3702	0.2324		-	2.86	2.95	5.21	3.83
S.Luc	0.1305	0.1297	-0.3533	0.2131	-0.0353		2.44	3.08	4.68	3.98
Ecu	0.1633	0.1709	0.4990	0.3541	0.1489	0.1702		2.01	5.61	2.81
Méx	0.0113	0.0329	0.2376	0.0946	0.1450	0.1397	0.1992		9.33	43.60
Esp	0.0401	0.0485	0.3462	0.1980	0.0876	0.0964	0.0819	0.0508		22.69
Por	0.0179	0.0303	0.2765	0.1315	0.1155	0.1115	0.1510	0.0113	0.0215	

F_{st} -debajo de la diagonal
 N_m –encima de la diagonal

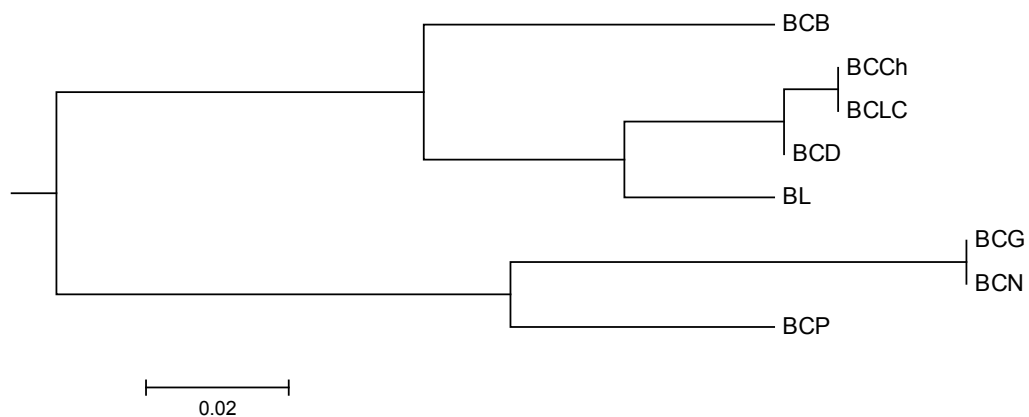


Figura 16. Árbol filogenético obtenido con el método Neighbour Joining a partir de las distancias F_{st} entre las poblaciones mexicanas.

Tabla 5. Distancias F_{st} y N_m entre poblaciones mexicanas.

	BCB	BCCh	BCD	BCG	BCLC	BCN	BCP	BL
BCB		3.74	4.85	3.26	6.01	2.20	4.39	2.24
BCCh	0.0164		-	5.02	-	2.31	8.62	6.01
BCD	0.0934	-0.0016		1.68	-	0.96	1.74	19.19
BCG	0.1329	0.0906	0.2290		2.71	-	6.55	1.21
BCLC	0.0768	-0.0178	-0.0038	0.1558		1.41	4.12	20.63
BCN	0.1849	0.1780	0.3429	-0.0539	0.2616		6.00	0.64
BCP	0.1022	0.0548	0.2230	0.0708	0.1083	0.0769		1.01
BL	0.1825	0.0767	0.0254	0.2931	0.0236	0.4403	0.3302	

F_{st} -debajo de la diagonal
 N_m –encima de la diagonal

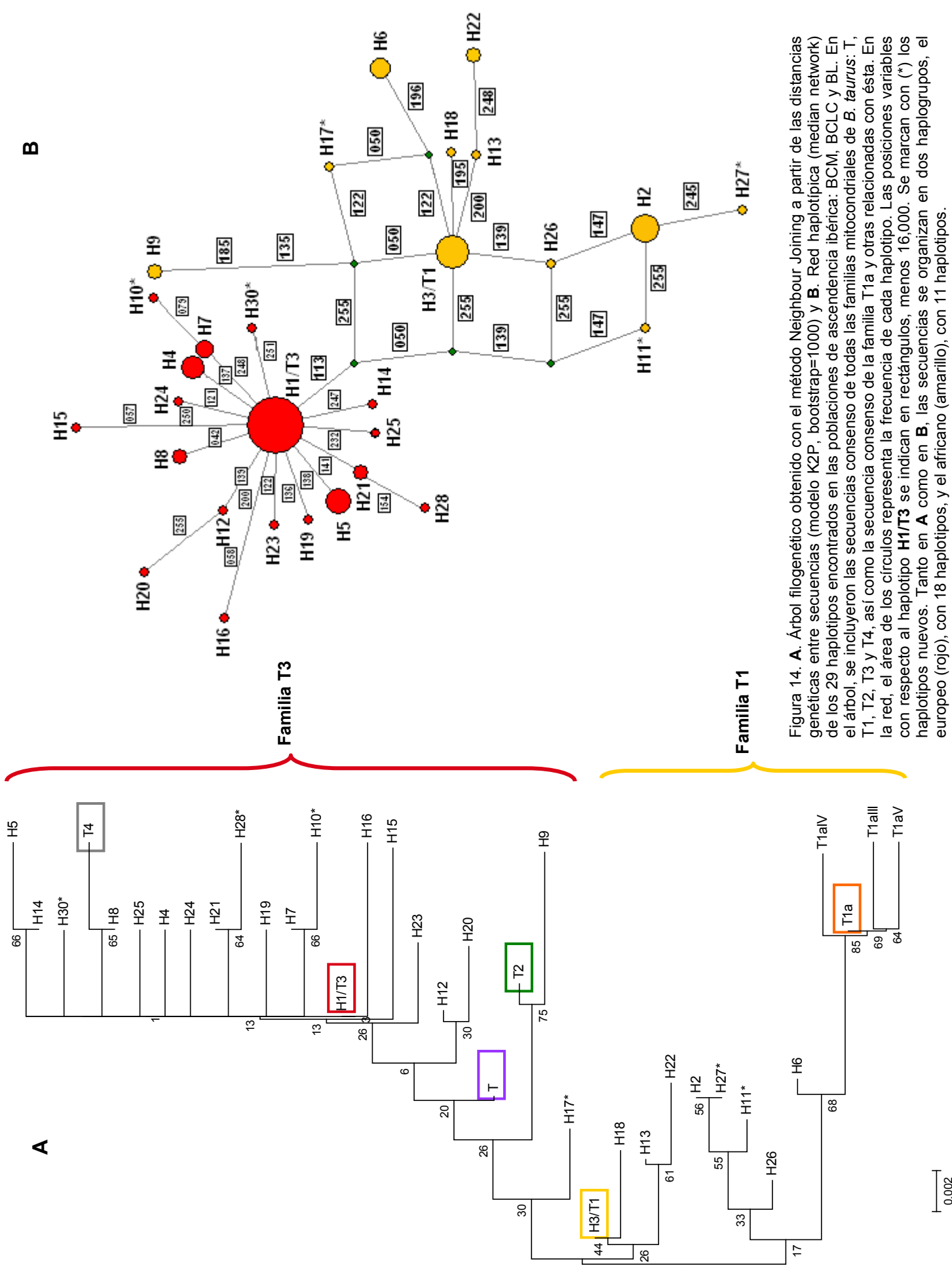


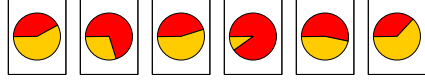
Figura 14. **A.** Árbol filogenético obtenido con el método Neighbor Joining a partir de las distancias genéticas entre secuencias (modelo K2P, bootstrap=1000) y **B.** Red haplotípica (median network) de los 29 haplotipos encontrados en las poblaciones de ascendencia ibérica: BCM, BCLC y BL. En el árbol, se incluyeron las secuencias consenso de todas las familias mitocondriales de *B. taurus*: T, T1, T2, T3 y T4, así como la secuencia consenso de la familia T1a y otras relacionadas con ésta. En la red, el área de los círculos representa la frecuencia de cada haplotipo. Las posiciones variables con respecto al haplotipo H11/T3 se indican en rectángulos, menos 16,000. Se marcan con (*) los haplotipos nuevos. Tanto en **A** como en **B**, las secuencias se organizan en dos haplogrupos, el europeo (rojo), con 18 haplotipos, y el africano (amarillo), con 11 haplotipos.

Tabla 6. Frecuencia y distribución poblacional de los 30 haplotipos (H1-H30) encontrados en los BCM y las razas BCLC y BL. Con la (e) se indica la pertenencia del haplotipo a la familia europea y con la (a) a la familia africana. También se presentan las frecuencias totales de cada haplotipo (abajo), así como las frecuencias de los haplotipos europeos y africanos en cada población (derecha, ver continuación de la tabla en la siguiente página). El H1 corresponde a la secuencia consenso T3 del linaje *B. taurus* europeo, mientras que el H3 lo es para la secuencia consenso T1 del linaje *B. taurus* africano. En la segunda columna se indican el número total de haplotipos en cada población (H), así como el número de europeos (He) y africanos (Ha). Los haplotipos nuevos son marcados con (*).

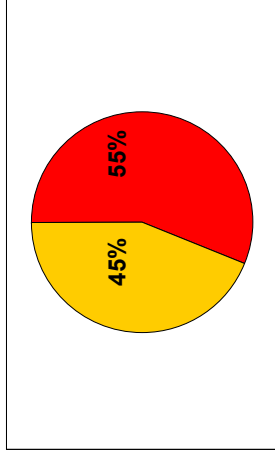
	H1/T3	H2	H3/T1	H4	H5	H6	H7	H8	H9	H10*	H11*	H12	H13	H14	H15	H16	H17*	H18	H19	H20	H21
BCG (N=12)	He=3 Ha=3 H=6	5	1				2		1	1											
BCCh (N=10)	He=6 Ha=3 H=9		1	1	1				1						1	1	1			1	
BCP (N=11)	He=2 Ha=1 H=3		6																1		
BCD (N=10)	He=5 Ha=1 H=6				1			2			1	1	1	1							
BCB (N=15)	He=4 Ha=3 H=7			4	3	4					1										
BCN [†] (N=8)	He=1 Ha=3 H=5	2	3	1														1			
BCLC (N=23)	He=6 Ha=3 H=9	13	2		1																1
BL (N=4)	He=4 Ha=0 H=4	1					1														1
N Total/ Frecuencia haplotípica	29/ 0.32	8/ 0.086	11/ 0.118	5/ 0.054	6/ 0.065	4/ 0.043	3/ .032	2/ 0.022	2/ 0.022	1/ 0.011	1/ 0.011	1/ 0.011	1/ 0.011	1/ 0.011	1/ 0.011	1/ 0.011	1/ 0.011	1/ 0.011	1/ 0.011	1/ 0.011	2/ 0.022

Tabla 6. Continuación.

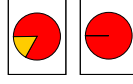
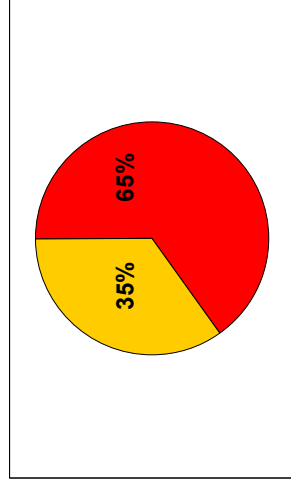
	H22 a	H2.3 e	H24 e	H25 e	H26 a	H27* a	H28* e	H29* e	H30* e	N Total/ Frecuencia e	N Total/ Frecuencia a
BCG (N=12)										5/ 0.42	7/ 0.58
BCCh (N=10)										7/ 0.7	3/ 0.3
BCP (N=11)										5/ 0.45	6/ 0.55
BCD (N=10)										9/ 0.9	1/ 0.1
BCB (N=15)		1				1				8/ 0.53	7/ 0.47
BCN [†] (N=8)								1		2/ 0.29	5/ 0.71
BCM (N=66)										36/ 0.55	29/ 0.45
BCLC (N=23)	2		1	1	1		1			19/ 0.83	4/ 0.17
BL (N=4)									1	4/ 1	0
N=27										23	4
N Total / Frecuencia haplotípica	2/ 0.022	1/ 0.011	1/ 0.011	1/ 0.011	1/ 0.011	1/ 0.011	1/ 0.011	1/ 0.011	1/ 0.011	60/ 0.65	33/ 0.35



BCM



BCM + BCLC + BL



BCG = Bovino Criollo Guerrero, BCCh = Bovino Criollo Chihuahua, BCP = Bovino Criollo Puebla, BCD = Bovino Criollo Durango, BCB = Bovino Criollo Baja California Sur, BCN = Bovino Criollo Nayarit, BCLC = Bovino Criollo Lechero Centroamericano, BL = Bovino de Lidia.

[†]El H29 es considerado dentro del total poblacional (N=93), pero no dentro de las familias haplotípicas (N=7 para la población BCN, a la cual pertenece este individuo).

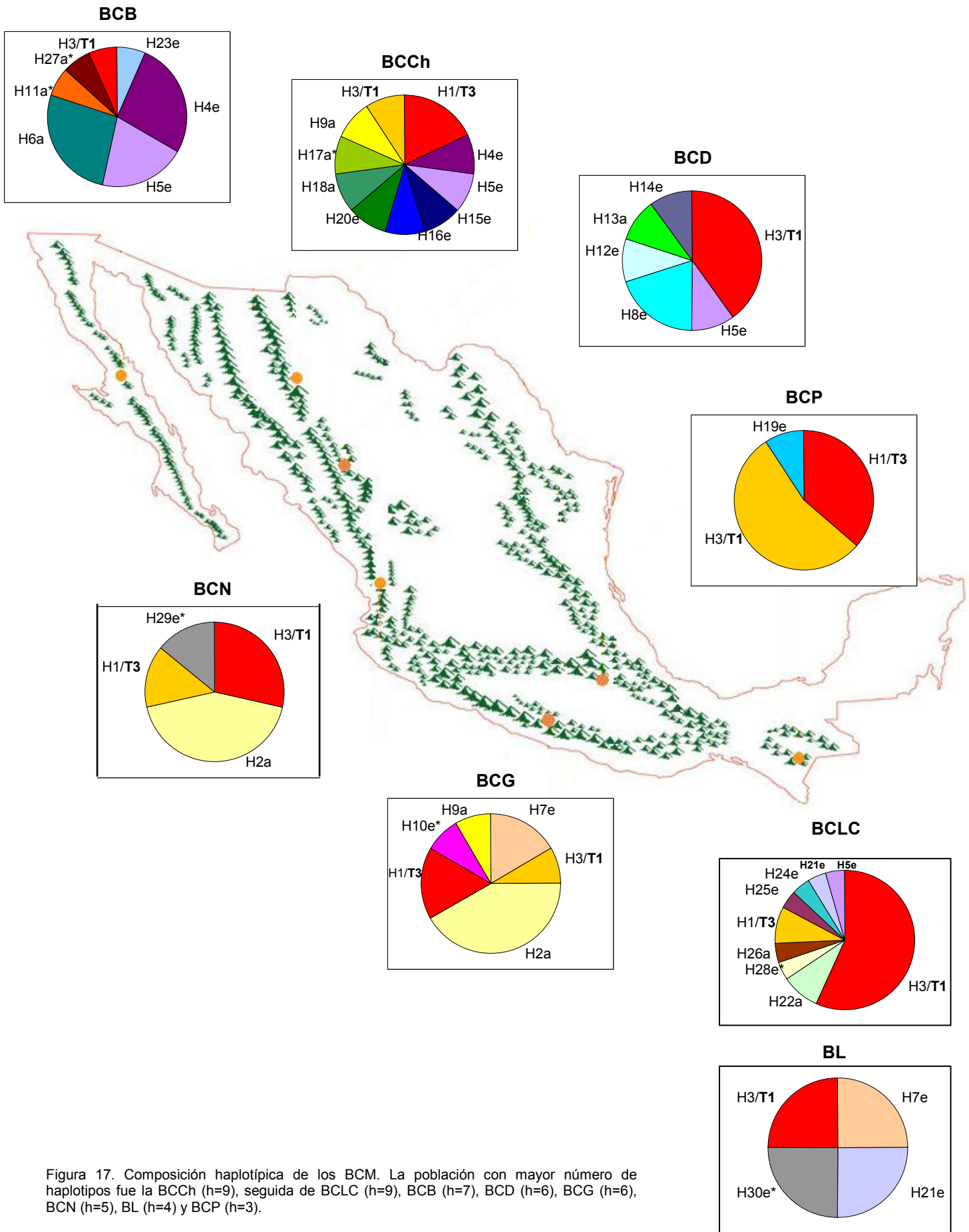


Figura 17. Composición haplotípica de los BCM. La población con mayor número de haplotipos fue la BCCh (h=9), seguida de BCLC (h=9), BCB (h=7), BCD (h=6), BCG (h=6), BCN (h=5), BL (h=4) y BCP (h=3).

Origen geográfico de los haplotipos mexicanos encontrados

Como se mencionó anteriormente, el haplotipo **H1/T3** es el más común en toda Europa y en el Cercano Oriente. La familia T3 a la que pertenece se extiende hasta el noroeste asiático, donde tiene una presencia importante (segundo, después de la familia T4) y, finalmente, tiene muy poca frecuencia en el norte de África. Por su parte, el haplotipo **H3/T1** es el más representado en África, y en menor grado tanto en el Cercano Oriente como en algunas razas de países ibéricos y mediterráneos (Italia, Francia y Grecia) (Figura 9). Tercero en frecuencia en los BCM, se encuentra un haplotipo de afinidad africana, el **H2a**, que junto con los **H9a**, **H18a** y **H19e**, sólo se han reportado en otros criollos americanos, pero no en Asia, Europa o África. Si a estos últimos cuatro haplotipos se les suman los cinco haplotipos nuevos de los BCM, tenemos un total de nueve (o doce, incluyendo al H22a de la población BCLC, y a los dos haplotipos nuevos de BCLC y BL) secuencias D-loop en México que no han sido previamente descritas. El cuarto lugar en frecuencia lo tienen los **H4e** y **H5e**. El primero, previamente descrito en un individuo Criollo de Bolivia (Giovambattista *et al.*, 2006, GenBank) y en un par de especímenes de China (Xuebin *et al.*, 2003, GenBank; Gou & Mao, 2007, GenBank); el segundo, en razas ibéricas (86, 87, Giovambattista *et al.*, 2006, GenBank), en un individuo de Islandia y en uno de Colombia (107).

En los BCM + BCLC encontramos cinco haplotipos que sólo han sido descritos en otras razas criollas del Continente Americano. El **H2a** se ha descrito en otras razas criollas de Colombia (107), Bolivia (Giovambattista *et al.*, 2006, GenBank), y en otros individuos mexicanos (Giovambattista *et al.*, 2006 y 2007, GenBank); el **H9a** sólo en un individuo de Colombia (107); el **H19e** sólo en E.U.A. (Ward *et al.*, 1998, GenBank; Giovambattista *et al.*, 2006, GenBank) y; el **H22a** en Colombia (107) y Ecuador (Giovambattista *et al.*, 2007, GenBank). Tal como en el caso de los haplotipos nuevos, la ausencia de estos haplotipos en las muestras europeas y africanas investigadas hasta el momento puede deberse a su extinción o bien, a que se requiere de un mayor muestreo para encontrarlos en aquellas poblaciones. Por ejemplo, el **H18a** que sólo había sido reportado para dos razas de Colombia (107) y una de Brasil (104), acaba de ser hallado en un individuo de Mozambique, ex colonia portuguesa (Giovambattista *et al.*, 2007, GenBank).

En el caso de otros haplotipos presentes en los BCM, es la primera vez que se reportan en América, aunque ya han sido descritos en Europa, África o Asia. Este es el caso del **H16e**, reportado en razas portuguesas (86, 87); del **H7e**, en razas europeas, como de España (87, 94), Portugal (86) y Francia (94), así como en diversas regiones de Asia como Anatolia, hoy Turquía (94), Nepal (Takeda *et al.*, 2004, GenBank), China (98, Xuebin *et al.*, 2003, GenBank; Gou & Mao, 2007, GenBank) y Mongolia (97); del **H23e**, descrito en diversas razas europeas (87, 92, 94, Giovambattista *et al.*, 2006, GenBank), y ampliamente en razas del noroeste asiático como Japón (95, Takeda *et al.*, 1997, GenBank; Shi *et al.*, 2004, GenBank; Sasaki *et al.*, 2005, GenBank), China (Cai & Chen, 2005, GenBank), Korea (95, Kim *et al.*, 2005, GenBank; Lee *et al.*, 2002, GenBank), también hallado en Siria (92, 94). Descritos solamente en un individuo más, se encuentran el **H6a**, de Túnez, al norte de África (87), y el **H15e**, presente en Serbia, de Europa Central (87). Dos haplotipos de la muestra de BCLC también se incluyen en este grupo: el **H25e**, presente en una raza de Suiza (94) y en dos

individuos asiáticos, uno de Kurdistán (94) y otro de China (Cai & Chen, 2005, GenBank); y el **H26a**, descrito en una raza de Sudán (93, 94) y en un individuo de España (87).

Por último, tenemos a los haplotipos previamente encontrados tanto en otros continentes como en Latinoamérica. El **H5e** ha sido descrito en Islandia (94), Portugal (86, 87), España (Giovambattista *et al.*, 2006, GenBank) y Colombia (107). El **H12e** es un haplotipo que se ha encontrado en localidades mediterráneas como España, Portugal y Francia (87), también en Inglaterra (93), así como en latinoamericanas como Colombia (107) e isla Guadalupe (104). El **H13a** sólo se ha descrito para animales españoles (87) y argentinos (Giovambattista *et al.*, 2006, 2007, GenBank). El **H20e** sólo se ha descrito una vez en Portugal (87), pero está en varias poblaciones americanas como Argentina (105), Bolivia (Giovambattista *et al.*, 2006, 2007, GenBank), y Uruguay (Giovambattista *et al.*, 2006, 2007, GenBank). El **H14e** está distribuido en las localidades europeas de Islandia (94), España, Portugal, Italia y Francia (87), en la asiática de Siria (94), asimismo, en varias poblaciones americanas como Colombia (107), Bolivia (Giovambattista *et al.*, 2006, GenBank) y la isla de Santa Lucía (104). El **H21e** presenta prácticamente esta última distribución, encontrándose en España (94), Portugal (86), Italia (87), Francia (Shahid *et al.*, 1994, GenBank), Siria (94), y en Criollos de las islas Antigua y Guadalupe (104), y en E.U.A (Giovambattista *et al.*, 2006, GenBank). El **H24e** se ha encontrado en un espécimen de Eslovaquia (87), uno de Turquía (87), y en animales criollos de Colombia (107) y Ecuador (Giovambattista *et al.*, 2007, GenBank). El **H8e** se encuentra ampliamente en Europa (87, 94), se reportó para un individuo Criollo Mexicano (Giovambattista *et al.*, 2007, GenBank), y en un uro italiano de aproximadamente 16,000 años de antigüedad (87). Finalmente, el **H4e** sólo ha sido descrito previamente en China (Xuebin *et al.*, 2003, GenBank; Gou & Mao, 2007, GenBank) y, recientemente, en una raza criolla de Bolivia (Giovambattista *et al.*, 2006, GenBank).

En la Tabla 7 se indican las localidades donde se han encontrado secuencias idénticas a los haplotipos que portan tanto los BCM como los BCLC y los BL.

En la Tabla 8 se muestran las pruebas de neutralidad y los índices de diversidad calculados para las poblaciones bovinas mexicanas (BCM, BCLC y BL), así como para otras poblaciones cuyos datos fueron recabados del GenBank (113).

Finalmente, en las figuras 18 y 19, respectivamente, se muestran las distribuciones *mismatch* y las curvas de rarefacción para México y algunas otras de las poblaciones estudiadas.

Tabla 7. Frecuencia haplotípica por población y reportes previos de los haplotipos encontrados en los bovinos con ascendencia española: BCM = Bovinos Criollos Mexicanos, BCLC = Bovinos Criollos Lechero Centroamericano, BL = Bovinos de Lidia.

	Frecuencia BCM	Frecuencia BCLC	Frecuencia BL	Origen de la raza	Autor	Ref.
H1/T3	23% (15/66)	56.5% (13/23)	25% (1/4)	Europa, África y Asia	Bradley <i>et al.</i> , 1996. Troy <i>et al.</i> , 2001. Beja-Pereira <i>et al.</i> , 2006.	93 94 87
H4e	7.6% (5/66)	-	-	América Bolivia Asia China	Giovambattista <i>et al.</i> , 2006. Xuebin <i>et al.</i> , 2003. Gou & Mao, 2007.	GenBank GenBank .
H5e	7.6% (5/66)	4.4% (1/23)	-	América Colombia Europa Portugal España Islandia	Carvajal-Carmona <i>et al.</i> , 2003. Cymbron <i>et al.</i> , 1999. Beja-Pereira <i>et al.</i> , 2006. Giovambattista <i>et al.</i> , 2006. Troy <i>et al.</i> , 2001.	107 86 87 GenBank 94
H7e	3% (2/66)	-	25% (1/4)	Europa España Portugal Francia Asia Turquía (Anatolia) Nepal Mongolia China	Troy <i>et al.</i> , 2001. Beja-Pereira <i>et al.</i> , 2006. Cymbron <i>et al.</i> , 1999. Troy <i>et al.</i> , 2001. Troy <i>et al.</i> , 2001. Takeda <i>et al.</i> , 2004. Mannen <i>et al.</i> , 2004. Lai <i>et al.</i> , 2006. Xuebin <i>et al.</i> , 2003. Gou & Mao, 2007	94 87 86 94 94 GenBank 97 98 GenBank GenBank
H8e	3% (2/66)	-	-	América Guadalupe México Europa España Portugal Italia (<i>B. primigenius</i>) Serbia Escocia Noruega Irlanda	Magee <i>et al.</i> , 2003. Giovambattista <i>et al.</i> , 2007. Beja-Pereira <i>et al.</i> , 2006. Beja-Pereira <i>et al.</i> , 2006. Beja-Pereira <i>et al.</i> , 2006. Beja-Pereira <i>et al.</i> , 2006. Troy <i>et al.</i> , 2001. Troy <i>et al.</i> , 2001. Troy <i>et al.</i> , 2001.	104 GenBank 87 . . . 94 . .
H10e	1.5% (1/66)	-	-	No descrito		
H12e	1.5% (1/66)	-	-	América Colombia Antigua Guadalupe Europa España Francia Portugal Inglaterra	Carvajal-Carmona <i>et al.</i> , 2003. Magee <i>et al.</i> , 2003. Magee <i>et al.</i> , 2003. Beja-Pereira <i>et al.</i> , 2006. Beja-Pereira <i>et al.</i> , 2006. Beja-Pereira <i>et al.</i> , 2006. Beja-Pereira <i>et al.</i> , 2006. Cymbron <i>et al.</i> , 1999. Bradley <i>et al.</i> , 1996.	107 104 104 87 . . 86 93
H14e	1.5% (1/66)	-	-	América Colombia Santa Lucía Bolivia Europa España Portugal Italia Francia Islandia Asia Siria	Carvajal-Carmona <i>et al.</i> , 2003. Magee <i>et al.</i> , 2003. Giovambattista <i>et al.</i> , 2006. Beja-Pereira <i>et al.</i> , 2006. Giovambattista <i>et al.</i> , 2007. Beja-Pereira <i>et al.</i> , 2006. Beja-Pereira <i>et al.</i> , 2006. Beja-Pereira <i>et al.</i> , 2006. Troy <i>et al.</i> , 2001. Troy <i>et al.</i> , 2001.	107 104 GenBank 87 GenBank 87 . . 94 .
H15e	1.5% (1/66)	-	-	Europa Serbia	Beja-Pereira <i>et al.</i> , 2006.	87
H16e	1.5% (1/66)	-	-	Europa Portugal	Cymbron <i>et al.</i> , 1999. Beja-Pereira <i>et al.</i> , 2006.	86 87
H19e	1.5% (1/66)	-	-	América E.U.A.	Giovambattista <i>et al.</i> , 2006. Ward <i>et al.</i> , 1998.	GenBank GenBank
H20e	1.5% (1/66)	-	-	América Argentina Bolivia Uruguay Europa Portugal	Miretti <i>et al.</i> , 2002. Giovambattista <i>et al.</i> , 2006. Giovambattista <i>et al.</i> , 2006, 2007. Giovambattista <i>et al.</i> , 2006, 2007. Beja-Pereira <i>et al.</i> , 2006.	105 GenBank . . 87
H21e	-	4.4% (1/23)	25% (1/4)	América Antigua Guadalupe E.U.A.	Magee <i>et al.</i> , 2003. Magee <i>et al.</i> , 2003. Giovambattista <i>et al.</i> , 2006.	104 . GenBank

Tabla 7. Continuación.

				<p>Europa España</p> <p>Portugal Italia Francia</p> <p>Asia Siria</p>	<p>Troy <i>et al.</i>, 2001. Beja-Pereira <i>et al.</i>, 2006. Cymbron <i>et al.</i>, 1999. Beja-Pereira <i>et al.</i>, 2006. Shahid <i>et al.</i>, 2004.</p> <p>Troy <i>et al.</i>, 2001.</p>	<p>94 87 86 87 GenBank</p> <p>94</p>
H23e	1.5% (1/66)	-	-	<p>Asia Siria</p> <p>Japón</p> <p>China Corea</p> <p>Europa Islas Canarias Italia Inglaterra Francia</p>	<p>Loftus <i>et al.</i>, 1994. Troy <i>et al.</i>, 2001. Mannen <i>et al.</i>, 1998. Takeda <i>et al.</i>, 1997. Shi <i>et al.</i>, 2004. Sasaki <i>et al.</i>, 2005. Cai & Chen, 2005. Mannen <i>et al.</i>, 1998. Kim <i>et al.</i>, 2005. Lee <i>et al.</i>, 2002.</p> <p>Giovambattista <i>et al.</i>, 2006. Beja-Pereira <i>et al.</i>, 2006. Loftus <i>et al.</i>, 1994. Troy <i>et al.</i>, 2001. Troy <i>et al.</i>, 2001.</p>	<p>92 94 95 GenBank GenBank GenBank GenBank 95 GenBank GenBank</p> <p>GenBank 87 92 94 .</p>
H24e	-	4.4% (1/23)	-	<p>América Colombia Ecuador</p> <p>Europa Eslovaquia</p> <p>Asia Turquía</p>	<p>Carvajal-Carmona <i>et al.</i>, 2003. Giovambattista <i>et al.</i>, 2007.</p> <p>Beja-Pereira <i>et al.</i>, 2006.</p> <p>Beja-Pereira <i>et al.</i>, 2006.</p>	<p>107 GenBank</p> <p>87</p> <p>.</p>
H25e	-	4.4% (1/23)	-	<p>Europa Suiza</p> <p>Asia Kurdistan (Oriente Medio) China</p>	<p>Troy <i>et al.</i>, 2001.</p> <p>Troy <i>et al.</i>, 2001. Cai & Chen, 2005.</p>	<p>94</p> <p>. GenBank</p>
H28e	-	4.4% (1/23)	-	No descrito		
H29e	1.5% (1/66)	-	-	No descrito		
H30e	-	-	25% (1/4)	No descrito		
H3/T1	13.6% (9/66)	8.7% (2/23)	-	<p>Europa, África y Asia (sólo suroeste, no China, Korea o Japón)</p>	<p>Bradley <i>et al.</i>, 1996. Troy <i>et al.</i>, 2001. Beja-Pereira <i>et al.</i>, 2006.</p>	<p>93 94 87</p>
H2a	12.1% (8/66)	-	-	<p>América Colombia Bolivia México</p>	<p>Carvajal-Carmona <i>et al.</i>, 2003. Giovambattista <i>et al.</i>, 2006. Giovambattista <i>et al.</i>, 2006.</p>	<p>107 GenBank .</p>
H6a	6% (4/66)	-	-	<p>África Túnez</p>	<p>Beja-Pereira <i>et al.</i>, 2006.</p>	<p>87</p>
H9a	3% (2/66)	-	-	<p>América Colombia</p>	<p>Carvajal-Carmona <i>et al.</i>, 2003.</p>	<p>107</p>
H11a	1.5% (1/66)	-	-	No descrito		
H13a	1.5% (1/66)	-	-	<p>América Argentina</p> <p>Europa España</p>	<p>Giovambattista <i>et al.</i>, 2006. Giovambattista <i>et al.</i>, 2006.</p> <p>Beja-Pereira <i>et al.</i>, 2006.</p>	<p>GenBank .</p> <p>87</p>
H17a	1.5% (1/66)	-	-	No descrito		
H18a	1.5% (1/66)	-	-	<p>África Mozambique</p> <p>América Colombia Brasil</p>	<p>Giovambattista <i>et al.</i>, 2007.</p> <p>Carvajal-Carmona <i>et al.</i>, 2003. Magee <i>et al.</i>, 2003.</p>	<p>GenBank</p> <p>107 104</p>
H22a	-	8.7% (2/23)	-	<p>América Colombia Ecuador</p>	<p>Carvajal-Carmona <i>et al.</i>, 2003. Giovambattista <i>et al.</i>, 2007.</p>	<p>107 GenBank</p>
H26a	-	4.4% (1/23)	-	<p>África Sudán</p> <p>Europa España</p>	<p>Bradley <i>et al.</i>, 1996. Troy <i>et al.</i>, 2001.</p> <p>Beja-Pereira <i>et al.</i>, 2006.</p>	<p>93 94</p> <p>87</p>
H27a	1.5% (1/66)	-	-	No descrito		
Total	100%	100%	100%			

Tabla 8. Índices de diversidad genética mitocondrial y pruebas de neutralidad para poblaciones bovinas de todo el mundo.

Población	N	k	\hat{H}	π_n
México^a	92	29	0.874 (± 0.026)	0.013 (± 0.007)
BCB	15	7	0.857 (± 0.057)	0.016 (± 0.008)
BCCh	10	9	0.977 (± 0.054)	0.014 (± 0.009)
BCD	10	6	0.844 (± 0.102)	0.007 (± 0.005)
♦BCN	7	4	0.810 (± 0.130)	0.011 (± 0.008)
BCG	12	6	0.818 (± 0.095)	0.015 (± 0.009)
BGP	11	3	0.618 (± 0.103)	0.007 (± 0.005)
BCLC	23	9	0.683 (± 0.106)	0.008 (± 0.006)
BL	4	4	1.000 (± 0.176)	0.006 (± 0.005)
México^b	65	28	0.904 (± 0.020)	0.015 (± 0.008)
Sudamérica	256	47	0.897 (± 0.013)	0.016 (± 0.008)
Colombia	110	26	0.868 (± 0.027)	0.013 (± 0.009)
Argentina	21	7	0.766 (± 0.071)	0.011 (± 0.007)
Brasil	30	6	0.680 (± 0.065)	0.016 (± 0.009)
Guadalupe	53	12	0.865 (± 0.024)	0.017 (± 0.009)
Antigua	21	10	0.885 (± 0.047)	0.010 (± 0.006)
Ecuador	8	2	0.428 (± 0.168)	0.001 (± 0.002)
Santa Lucía	13	5	0.794 (± 0.075)	0.011 (± 0.007)
América	348	76	0.936 (± 0.008)	0.015 (± 0.008)
Iberia	246	81	0.937 (± 0.008)	0.016 (± 0.009)
España	123	42	0.857 (± 0.028)	0.009 (± 0.005)
Portugal	123	39	0.893 (± 0.020)	0.011 (± 0.007)
Europa	578	205	0.970 (± 0.003)	0.015 (± 0.008)
*Europa Central	383	132	0.951 (± 0.005)	0.015 (± 0.008)
Europa Oriental	74	30	0.901 (± 0.028)	0.013 (± 0.006)
Europa Noroccidental	121	43	0.837 (± 0.033)	0.009 (± 0.005)
Oriente Medio	37	29	0.974 (± 0.015)	0.016 (± 0.009)
Anatolia	63	40	0.964 (± 0.013)	0.014 (± 0.001)
Asia	136	66	0.943 (± 0.010)	0.014 (± 0.001)
China	65	28	0.933 (± 0.016)	0.012 (± 0.007)
Korea	39	29	0.978 (± 0.012)	0.019 (± 0.009)
Japón	32	12	0.794 (± 0.067)	0.010 (± 0.006)
Africa	232	94	0.912 (± 0.016)	0.012 (± 0.004)

♦ No incluye el individuo correspondiente al H29 heteroplásmico

^aIncluye a las poblaciones BCLC y BL.

^bIncluye sólo a las seis poblaciones mexicanas.

*Incluye individuos de Iberia

N- número de secuencias o individuos

k – número de haplotipos diferentes

\hat{H} – diversidad haplotípica

π_n - diversidad nucleotídica

Tabla 8.Continuación.

Población	D Tajima	F Fu&Li	D Fu&Li	MNPD
México^a	-1.288	-1.793	-1.63027	3.26 (± 1.69)
BCB	1.144	1.541	1.418** P < 0.05	4.00 (± 2.04)
BCCh	-1.398	-1.972	-1.834	3.57 (± 1.98)
BCD	-1.398	-1.473	-1.283	1.91 (± 1.18)
◆BCN	0.846	1.010	0.950	2.85 (± 1.70)
BCG	0.535	0.027	-0.153	3.74 (± 2.02)
BCP	1.213	0.683	0.406	1.81 (± 1.13)
BCLC	-1.241	-1.345	-1.119	2.08 (± 1.20)
BL	-0.754	-0.674	-0.754	1.50 (± 1.12)
México^b	-0.848	-0.729	-0.479	3.67 (± 1.88)
Sudamérica	-1.420	-1.057	-0.444	3.84 (± 1.93)
Colombia	-1.273	-0.170	0.593	3.28 (± 1.68)
Argentina	0.060	0.385	0.443	2.82 (± 1.55)
Brasil	1.805	0.915	0.329	3.96 (± 2.04)
Guadalupe	0.132	-0.881	-1.206	4.13 (± 2.09)
Antigua	-1.380	-1.505	-1.258	2.59 (± 1.44)
Ecuador	0.333	0.825	0.887	0.42 (± 0.42)
Santa Lucía	-1.131	-1.753	-1.682	2.79 (± 1.57)
América	-1.567	-1.625	-1.162	3.71(±1.88)
Iberia	-2.118** P < 0.05	-3.013** P < 0.02	-2.825** P < 0.05	3.89 (± 1.96)
España	-2.217** P < 0.01	-4.115** P < 0.02	-4.281** P < 0.02	2.35 (± 1.29)
Portugal	-1.689	-0.047	1.075	2.77 (± 1.35)
Europa	-2.356** P < 0.01	-3.314	-3.191	3.79 (± 2.91)
*Europa Central	-2.350** P < 0.01	-3.495** P < 0.02	-3.448** P < 0.02	3.81 (± 1.92)
Europa Oriental	-1.932** P < 0.05	-2.766** P < 0.05	-2.548** P < 0.05	3.12 (± 2.66)
Europa Noroccidental	-2.319** P < 0.01	-2.581** P < 0.05	-2.030	2.20 (± 1.22)
Oriente Medio	-1.490	-1.536	-1.200	3.96 (± 2.03)
Anatolia	-1.884** P < 0.05	-2.869** P < 0.05	-2.711** P < 0.05	3.54 (± 2.18)
Asia	-1.951** P < 0.05	-2.936** P < 0.05	-2.806** P < 0.05	3.41 (± 2.02)
China	-1.706	-2.860** P < 0.05	-2.801** P < 0.05	2.96 (± 1.56)
Korea	-1.645	-1.947	-1.639	4.65 (± 5.15)
Japón	-0.832	-1.634	-1.649	2.40 (±1.34)
Africa	-2.191** P < 0.01	-2.572** P < 0.05	-2.099	3.09 (± 2.60)

◆ No incluye el individuo correspondiente al H29 heteroplásmico

**Estadísticamente significativo

^aIncluye a las poblaciones BCLC y BL.

^bIncluye sólo a las seis poblaciones mexicanas.

*Incluye individuos de Iberia

Pruebas de neutralidad: **D de Tajima**, **D*** y **F* de Fu y Li**.

MNPD- número promedio de diferencias pareadas

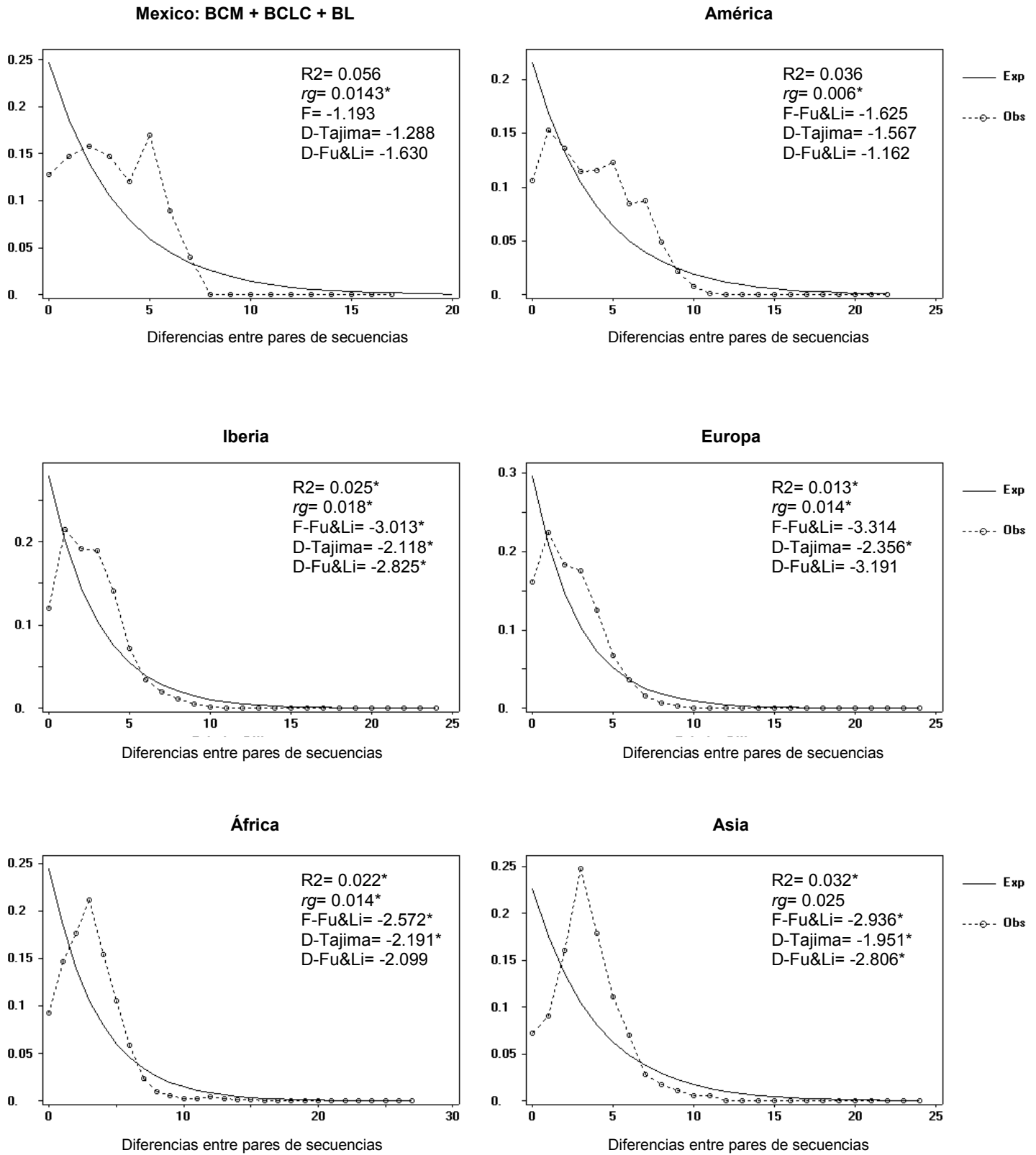


Figura 18. Distribuciones del número promedio de diferencias entre pares de secuencias (*mismatch distributions*) para los grandes grupos continentales. La línea continua indica los valores esperados bajo el modelo de tamaño poblacional histórico constante, mientras que la línea punteada indica los valores observados para los datos. Se indican el índice de *raggedness* (*rg*), así como los índices de neutralidad significativos (*) e indicativos de expansión poblacional ($P < 0.05$).

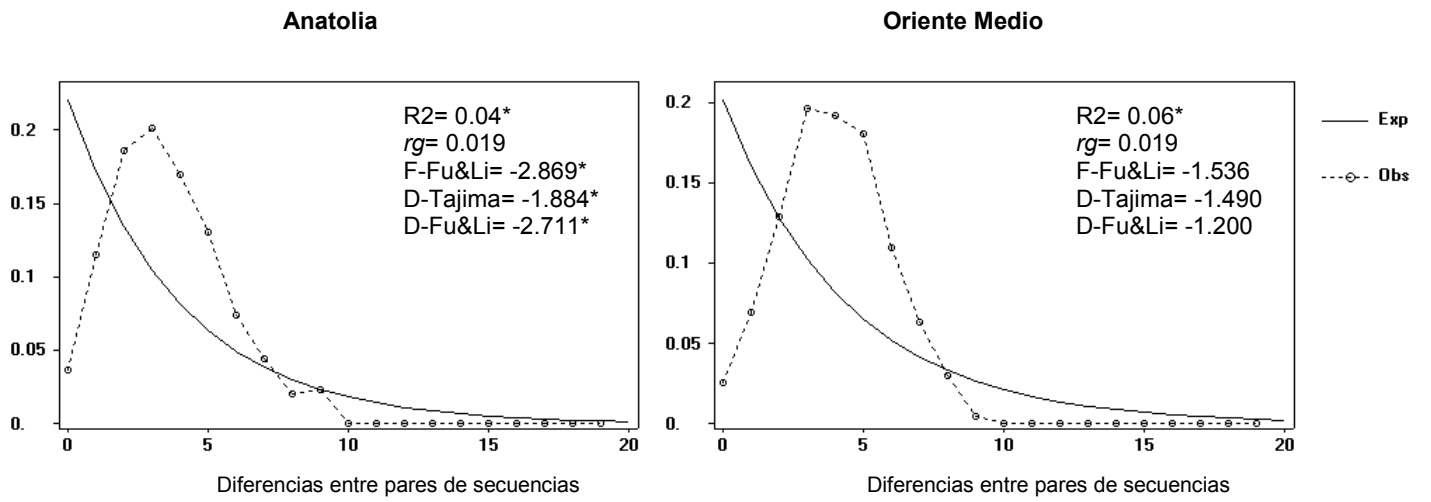


Figura 18. Continuación.

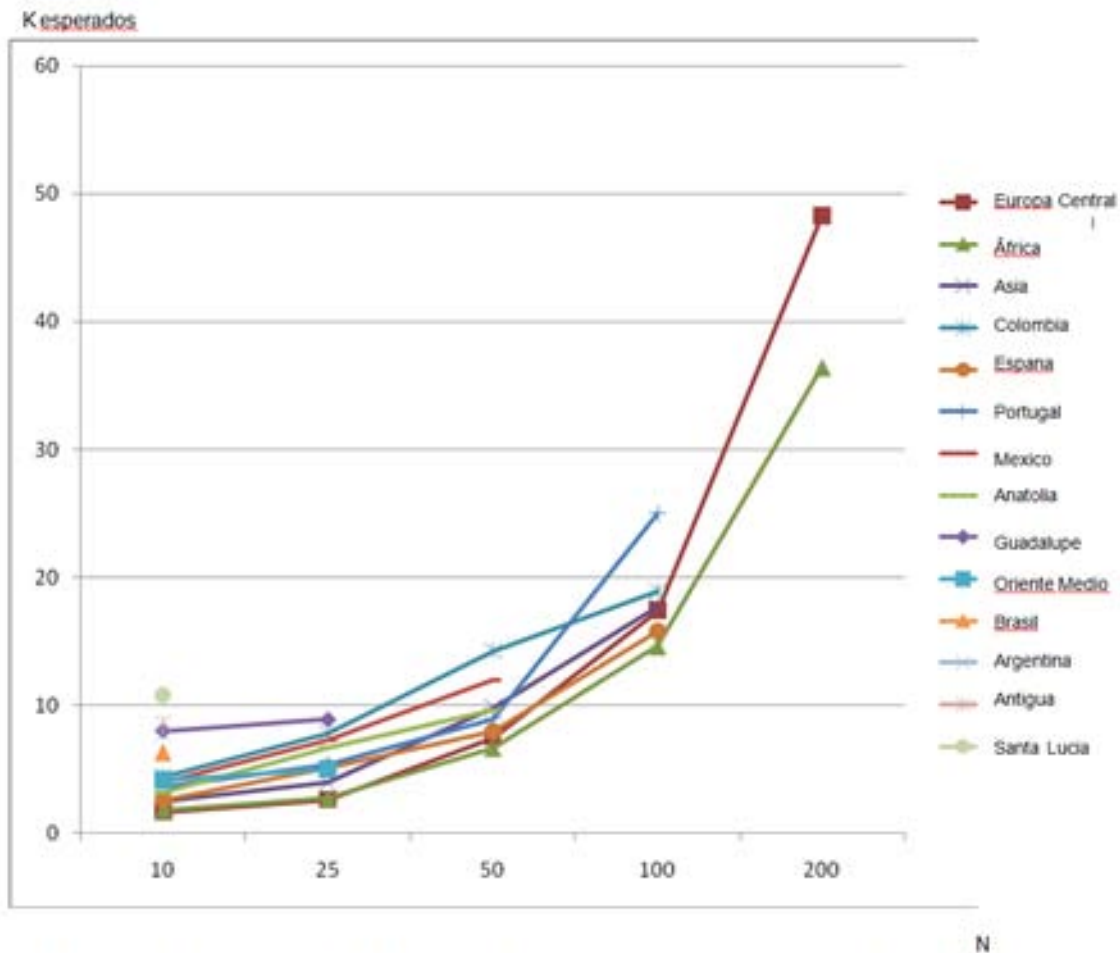


Figura 19. Curvas de rarefacción para algunas poblaciones bovinas analizadas. N es el tamaño de la muestra o número de individuos (secuencias) y K es el número de haplotipos esperados.

Las curvas de rarefacción permiten evaluar la diversidad de haplotipos K que se espera coleccionar en muestras de diferente tamaño N. En ellas, se grafica la diversidad contra el número de individuos colectados. La estabilidad de la curva denota una composición similar entre la muestra y la población, y a dicho punto corresponde el número de individuos representativos que se deben extraer, contando con la certeza de que fue representativo y no sub o sobre muestreado. Las curvas toman en cuenta la dominancia o frecuencia con la que se presenta cada secuencia, es decir, el porcentaje de diversidad con el cual contribuyen a la diversidad de la muestra. Una de las bondades de la rarefacción, es la representatividad que se da a las variedades raras. Cuando se presentan entrecruzamientos, implica que en algunos segmentos no existen diferencias significativas en la diversidad colectada en cada muestra. En la Fig. 18 se observan las curvas de rarefacción para algunas de las poblaciones estudiadas (Tabla 1). Ni las poblaciones más grandes, Europa Central y África, alcanzaron una forma asintótica. La diversidad de K calculada para México, es ligeramente mayor al ser comparada con la que se observa en la muestra más grande, Europa Central, y también mayor con respecto a España, Portugal, el Oriente Medio, África y Asia. Sí se observa una similitud en la cantidad de haplotipos acumulada para la mayoría de las poblaciones, indicada con las superposiciones entre curvas. Donde no existe, la extrapolación necesaria para alcanzar una diversidad equivalente a la de las muestras mayores, parece pequeña, aún cuando en éstas el incremento en la riqueza de haplotipos se incrementaría si también se hace con el esfuerzo de muestreo.

6. Discusión

Aislamiento genético de los bovinos Criollos mexicanos

La ausencia de linajes mtDNA *B. indicus* refleja que, por lo menos vía materna, no ha existido la hibridación de razas importadas cebuinas con los animales criollos analizados en este estudio. En un análisis de la diversidad autosómica (9 microsátélites) de Criollos de los estados de Chihuahua, Durango, Nayarit y Guerrero, tampoco se encontró evidencia de influencia *B. indicus* vía paterna, pero ésta no se descartó del todo para la población más disímil de ellas (Guerrero), pues mostró una clara diferenciación del resto, siendo la más cercana genéticamente a la raza cebuina Guzerat, también analizada (18b).

Heteroplasmia

La heteroplasmia es la presencia de dos o más haplotipos mitocondriales dentro de una misma célula y ha sido reportada para diversas especies animales (insectos, peces, lagartijas, humanos), incluidos los bovinos (91, 1118-120). El estudio de este fenómeno es complejo, pues involucra además del proceso de su tipo de herencia (predominantemente materna), los de segregación citoplasmática y mutación durante la vida del individuo adulto. Existen dos hipótesis principales para explicar la heteroplasmia. Por un lado, es posible que mitocondrias de origen paterno sobrevivan en el óvulo fecundado y, por lo tanto, recombinen con las mitocondrias maternas. La otra posibilidad es que las mitocondrias maternas recombinen con sus genes homólogos nucleares (119). Por esto, se ha discutido sobre la utilidad del ADNmt para resolver problemas filogenéticos (89, 120); sin embargo, debido a que los casos de heteroplasmia son mínimos, se considera que no representan un problema en estudios poblacionales rutinarios (91).

En el presente estudio, la doble secuenciación confirmó que sólo un individuo (BCN 43) expresó dos haplotipos (H30*), equivalente al 1.5% poblacional ($N= 93$), o al 3.3% de los haplotipos ($k= 30$). La afinidad de ambos haplotipos es de tipo europeo, pero ninguno de los dos ha sido descrito hasta el momento (113). Esta secuencia no fue tomada en cuenta ni para la construcción de la red haplotípica ni para el análisis filogenético.

Origen del ganado bovino Criollo mexicano

El caso de la Península Ibérica ilustra la complejidad histórica de la conformación de las razas bovinas modernas y es de interés para el estudio de las razas latinoamericanas. Las razas ibéricas poseen, como el resto de las razas europeas, una continuidad genética mitocondrial con las del Creciente Fértil; sin embargo, son singulares en su afinidad con las razas taurinas africanas. Los estudios poblacionales muestran una presencia importante (5-30%) de la familia haplotípica T1 no sólo en poblaciones de España y Portugal, sino en las de otras regiones mediterráneas (Italia, Grecia) (86, 87), y en las razas criollas del Continente Americano (103-108). La similitud entre las razas del norte de África y de Iberia no se limita al mtDNA, también ha sido descrita con polimorfismos proteicos y de microsátélites (75, 84, 85). Esta relación genética se creía justificada por la invasión musulmana que comenzó en el s. VIII; no obstante, puesto que sólo los

trece kilómetros del Estrecho de Gibraltar separan a África de la Península Ibérica, se ha argumentado que el intercambio recíproco de ideas, bienes, poblaciones humanas y animales entre ambos continentes ha ocurrido desde tiempos prehistóricos, de tal manera que la constitución de la cultura neolítica en la península pudo haber involucrado grupos de origen africano. La semejanza entre artículos de cerámica africanos e ibéricos del Neolítico, así como la diversidad mitocondrial presente y antigua de *B. taurus* validan este supuesto. Por un lado, en restos arqueológicos del Cercano Oriente se han encontrado todas las familias mitocondriales taurinas, mientras que en los restos de Europa la familia T3 es la más frecuente, lo cual confirma que el patrón de diversidad moderno ya estaba presente desde los inicios de la domesticación (99, 100, 123, 124); por el otro, se ha descrito la presencia de la familia T1 en poblaciones *B. taurus* españolas, y a su vez, de la familia T3 en poblaciones africanas, ambas también durante el Neolítico Temprano (74, 125).

En el Continente Americano, bajo la denominación de "criollo" se agrupan diversas poblaciones que no necesariamente tuvieron el mismo origen, evolución o procesos de adaptación, pues si bien el término se aplica a las poblaciones descendientes de los bovinos ibéricos, se ha reportado que pudieron existir diferentes poblaciones españolas y portuguesas (y aún africanas) originales (39, 87). Asimismo, después de siglos de cambios socioeconómicos locales, de adaptación a muy diversas condiciones ecológicas y después de haber sufrido diferentes grados de flujo genético entre ellas o con otras razas (tanto taurinas como cebuinas), su constitución genética actual las diferencia unas de otras (18, 29, 43, 20, 58, 58b, 39). Tan sólo en Colombia se reconocen por lo menos siete razas de Criollos (36, 107), mientras que en Bolivia se distinguen cuatro y en Argentina, dos (47). En México, de acuerdo con un estudio realizado con cuatro microsatélites de seis poblaciones bovinas Criollas, se concluyó que cinco de ellas pueden ser consideradas como una sola población homogénea (cuatro de Chihuahua y una de Tamaulipas), mientras que la restante (Chihuahua), debería considerarse como una población diferente, esto tan sólo en el norte del país (29). En otra comparación (con 9 microsatélites y gen de la κ -caseína), también se encontraron diferencias entre las poblaciones mexicanas (Chihuahua, Durango, Guerrero y Nayarit) y algunas razas comerciales (18, 18b). Con estos marcadores moleculares y otro locus (microsatélite D21S6, estudiado en animales de Tamaulipas), los Criollos han mostrado mayor diversidad genética que las razas especializadas, así como un grado importante de homocigosis, producto del parentesco y de su reducido tamaño efectivo poblacional (18, 53). Tal diversidad también se ha observado para genes asociados con la resistencia a enfermedades (gen DRB3 del Complejo Mayor de Histocompatibilidad Bovino o BoLA), para los cuales tanto Criollos Mexicanos, como de otros países latinoamericanos (Colombia, Uruguay, Argentina) presentan, además, alelos únicos (20, 41, 42, 54).

Hasta hace poco, la presencia de haplotipos de mtDNA africanos en las diversas poblaciones criollas hispanoamericanas parecía sorprendente y se explicaba, principalmente, ya fuera por la convergencia de las rutas comerciales españolas y portuguesas hacia el Nuevo Mundo, o por el traslado de los animales directamente desde África (103-107). Gracias a los datos más recientes de DNA proveniente de restos arqueológicos que confirman la influencia africana en el origen del ganado ibérico (y viceversa), ya no parecería necesario aludir a dos fuentes continentales independientes de donde provinieron los primeros

bovinos pobladores de América (portadores tanto de haplotipos de la familia europea T3, como de la familia africana T1). Sin embargo, la descripción de una nueva familia haplotípica, filogenéticamente relacionada con la africana (T1a), exclusiva de países americanos y con una frecuencia importante (103-106,108), indica que la historia del origen del ganado criollo sigue sin resolverse. Además, haciendo una clasificación congruente con las divisiones geopolíticas presentes en la época colonial, se puede observar un patrón interesante en la distribución de los haplotipos: los bovinos Criollos provenientes de Argentina, Bolivia y Colombia, pertenecientes al grupo de ex colonias españolas, no portan haplotipos de la familia T1a, mientras que ésta sí ha sido encontrada en especímenes de Brasil, ex colonia portuguesa, y las Antillas Menores, islas que estuvieron ocupadas por otros países europeos, como Inglaterra y Francia (Fig. 11). La ausencia de la familia haplotípica T1a en México, añade otra ex colonia española a este patrón descrito por Lirón *et al.* (108). Queda pendiente conocer el origen continental de la familia T1a y con ello, la ruta que siguió para llegar a América.

En las Islas Canarias y en las Antillas los españoles desembarcaban animales que ahí se reproducían durante décadas para, en posteriores escalas, ser cargados y traídos a América. El origen de estos animales fue muy heterogéneo, pues estas islas formaban parte de una red comercial que incluía contactos portugueses y sus colonias africanas (5, 6). Por lo tanto, las poblaciones bovinas debieron ser de una gran diversidad racial e incluyentes de una buena proporción de animales africanos, como lo indica el hecho de que, hasta la fecha, en las ex colonias españolas la familia de haplotipos T1 está bien representada. En las figuras 11 y 14 puede observarse la similitud de las redes haplotípicas de Argentina, Bolivia y Colombia con la red obtenida para México, pues en los cuatro países los haplotipos europeos son sólo ligeramente dominantes en frecuencia, a diferencia de lo que ocurren en España y Portugal, donde los haplotipos africanos son notoriamente menos frecuentes. Al parecer, a las colonias españolas llegó casi igual proporción de animales portadores de haplotipos de la familia T1 que de la familia T3, lo cual todavía (después de las diferentes historias en cada país) es observable en las poblaciones. En nuestro país, casi la mitad de los animales son portadores de haplotipos africanos (45%), mientras que en la mitad de las poblaciones (BCG, BCP y BCN) éstos se encuentran como mayoría (Tabla 3). Tal vez la diferencia entre éstas y las otras tres poblaciones de BCM (BCB, BCCh y BCD), que presentan mayoría de haplotipos europeos, se deba a que en su origen fueron producto de dos oleadas de colonización diferentes en su composición haplotípica. En una de ellas, artífice del ganado más norteño, predominarían animales europeos, mientras que en la otra predominarían los africanos. Las otras familias europeas, T y T2 (Fig. 10), no se han encontrado ni en México ni en el resto del continente (Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Santa Lucía, Guadalupe, Tabla). Hoy en día, estas dos familias están en baja frecuencia en Iberia, por lo que es posible que si también lo estuvieron en las poblaciones bovinas ancestrales de los Criollos americanos, se hayan perdido durante el cuello de botella que implicó su viaje hacia el Nuevo Continente o bien, durante las diferentes reducciones que han sufrido las poblaciones americanas.

Al observar la distribución actual de los haplotipos encontrados en México (incluyendo a las poblaciones de BCLC y BL), puede obtenerse una idea de la diversidad que existió en las poblaciones españolas

ancestrales. Por ejemplo, haplotipos como el **H7e**, **H23e**, **H24e** y **H25e** están hoy en día presentes no sólo en individuos europeos, sino que se extienden hasta el Oriente Medio (Anatolia, Kurdistán) e incluso Asia (Nepal, China, Corea, Japón), justo como la distribución del haplotipo ancestral **H1/T3** (Fig. 10). Otros tienen una distribución actual más restringida, limitándose a la Península Ibérica y otras localidades de Europa, como es el caso del **H5e**, **H8e**, **H12e**, **H14e** y **H21e**. También encontramos haplotipos, tanto de la familia T3 como de la T1, que portan sólo individuos de España y/o Portugal, pero no del resto de Europa, como los **H13a**, **H16e**, **H20e** y **H26e**. Entre los haplotipos con distribución más restringida en el Viejo Mundo se encuentra el **H6a** (sólo en Túnez), el **H15e** (sólo en Serbia), el **H4e** (sólo en Bolivia y China) y el **H18a** (sólo en Colombia, Brasil y Mozambique). Ninguno de los haplotipos africanos descritos en este estudio comparten la amplitud de la distribución actual del haplotipo ancestral **H3/T1**, el cual alcanza el Oriente Medio (Fig. 10).

Como representantes de la diversidad genética poco frecuente y tal vez extinta (pues no se han encontrado) tanto en los países ibéricos como el resto de Europa y África y que compartimos con otros países del Continente Americano, tenemos a los haplotipos **H2a** (Colombia, Bolivia), **H9a** (Colombia), **H19e** (E.U.A) y **H22a** (Colombia, Ecuador). Finalmente, tenemos a los haplotipos exclusivamente mexicanos: **H10e**, **H28e**, **H30e**, **H11a**, **H17a**, **H27a** y **H29** (heteroplásmico). No obstante, es posible que la existencia de estos haplotipos todavía pueda encontrarse conforme más poblaciones sean examinadas, como fue el caso de la secuencia H18a, cuya presencia se limitaba a América hasta que, recientemente, fue hallada en un país tan lejano como Mozambique. El hecho de que este país haya sido una colonia portuguesa es interesante, pues posiblemente implica que las rutas de llegada a América todavía no se conocen en su totalidad, si bien también es señal de que las partes sur de África no han sido tan examinadas como las del norte. Además, si la diversidad del sur de África es una submuestra del centro de domesticación bovino africano, es posible que éste y otros haplotipos, como los de la familia T1a estén por descubrirse.

El proceso de domesticación y la demografía de *B. taurus*

En Europa, la gran mayoría de las secuencias convergen con un patrón tipo estrella hacia el haplotipo central T3, el cual le da el nombre a la misma; en África y en Asia sucede lo mismo con los haplotipos T1 y T4 (124), respectivamente. En el Oriente Medio y Anatolia, la familia T3 es parte de un arreglo más complejo que incluye a las otras dos familias haplotípicas que se han descrito para *B. taurus*, la T y la T2 (Fig. 9). Algo similar se observa con las familias haplotípicas de *B. indicus* en la India (66). Este típico patrón indicativo de expansión poblacional a partir de un haplotipo ancestral se sugiere como la consecuencia del proceso de domesticación (el cual habría aumentado dramáticamente la sobrevivencia de las poblaciones bovinas), tal vez el mismo número de eventos independientes que de familias haplotípicas. Como evidencias adicionales a este supuesto, se han obtenido tiempos de divergencia anteriores al Neolítico (mayores a 10,000 años) entre ellas, así como valores de pruebas de neutralidad y distribuciones de las diferencias entre pares de secuencias (*mismatch distributions*) también indicativas de expansión poblacional para cada familia (93, 124, 124b). Además, la señal genética de un crecimiento poblacional reciente y brusco está presente en cuatro especies de bovinos domésticos: el yak (*Bosgrunniens*), el búfalo de agua (*Bubalus bubalis*), el mithan (*Bos*

frontalis) y los ganados taurino (*Bos taurus*) y cebuino (*Bos indicus*), pero no en búfalo africano, una especie silvestre (124b). Si bien estas expansiones poblacionales pueden ser atribuidas a una recuperación postglacial (y que también pueden observarse en el cerdo silvestre o jabalí, *Sus scrofa*, y en los extintos uros, *Bos primigenius*) que se conservaron durante los respectivos procesos de domesticación, difícilmente los efectos de la glaciación pudieron haber sido los mismos para todas estas especies. Por ello, la propuesta de que los ancestros silvestres de tales especies domésticas, los cuales habitaron muy distintos biomas de la antigua Eurasia, además de los efectos naturales de crecimiento poblacional durante el Holoceno, tuvieron un éxito más reciente y concordante con los registros arqueológicos del inicio de la ganadería (124b).

Gracias a que la molécula de mtDNA no sufre recombinación, es posible rescatar la historia demográfica de las poblaciones a partir de su análisis, en particular, episodios de crecimiento y declive poblacional. Éstos dejan señales genéticas como las mencionadas diferencias entre individuos de una población (*mismatch distributions*), pues cuando una población disminuye en número, pierde diversidad genética, mientras que cuando crece, ocurre la retención de secuencias que de otra manera se hubieran perdido. Las *mismatch distributions* resultan erráticas o irregulares, con diferentes picos (distribuciones multimodales), para poblaciones con tamaños que han permanecido estacionarios por largo tiempo, mientras que para aquellas que han estado en crecimiento, las distribuciones son lisas y de un solo pico (distribuciones unimodales). El estadístico denominado *ragedenness* (*rg*) (Harpending, 1994) es una manera de cuantificar la llanura o planicie de estas distribuciones y con ello discriminar entre poblaciones estacionarias o en crecimiento. Para poblaciones con tamaño poblacional histórico constante, se espera un valor de *rg* alto (las distribuciones *mismatch* son irregulares), en tanto que para las que han experimentado un crecimiento significativo reciente, este valor es pequeño (las distribuciones *mismatch* son lisas). Por su parte, el estadístico R2 (Ramos-Onsins & Rozas, 2002) también es una herramienta poderosa para la detección de crecimiento poblacional. Finalmente, valores negativos de los índices D de Tajima (Tajima, 1989), así como de los D* y F* de Fu y Li (Fu & Li, 1993) no sólo son posibles señales de selección natural, sino que en el contexto demográfico muestran un exceso de variantes de baja frecuencia, pudiendo este exceso de alelos raros o nuevos mutantes ser un indicador de expansión de las poblaciones.

En la Figura 18 pueden observarse tanto las distribuciones *mismatch* como los índices R2, *rg*, D-Tajima, D-Fu y Li y F-Fu y Li para los datos recabados en el presente trabajo. En general, se aprecia como los grandes grupos continentales correspondientes a los supuestos centros de domesticación de *B. taurus* (Europa, África, Asia, Oriente Medio y Anatolia) presentan distribuciones unimodales, concordantes con el modelo de expansión demográfica reciente, mientras que en las otras áreas geográficas (Iberia, América y México) esta señal genética se pierde, de modo que sus distribuciones aparecen multimodales. A grandes rasgos, ocurre lo mismo con los estadísticos indicativos de neutralidad (D-Tajima, D-Fu y Li y F-Fu y Li) y los índices R2 y *rg*. Tomando en cuenta todos estos, África, Asia, Oriente Medio y Anatolia muestran evidencias de expansión poblacional histórica, mientras que esta señal disminuye para Europa, un poco más para Iberia y prácticamente desaparece para América. Si los bovinos que poblaron Iberia son provenientes de un área más grande de Europa y aquí sí se observan evidencias de la expansión demográfica atribuida al evento

local de domesticación, se esperaría seguir encontrando estas señales para los datos de la misma Iberia y, por lo tanto, de todas las poblaciones de América, pues su diversidad genética proviene de la misma fuente. Sin embargo, se sabe que la deriva génica puede oscurecer la historia demográfica de las poblaciones. Por ejemplo, episodios de reducciones drásticas en el tamaño poblacional pueden eliminar las señales genéticas de expansiones previas (124c). De este modo, la pérdida de la forma unimodal de las distribuciones *mismatch* y de los valores de significancia de los estadísticos evaluados en las submuestras genéticas del ganado europeo es entendible, pues cada suceso migratorio (hacia Iberia) o importación (hacia América) es un cuello de botella *per se*; además, durante los últimos años de la historia poblacional del ganado bovino, han ocurrido otras pérdidas de diversidad genética debido a la sustitución de razas autóctonas por el uso cada vez más generalizado de las especializadas. Particularmente, en México no sólo ocurrió el evento de importación del ganado ibérico (y tal vez africano), sino que durante el medio siglo que éste ha habitado nuestro territorio, ha sufrido repetidas disminuciones de su tamaño poblacional debido a las epidemias o luchas armadas que han acaecido.

Diversidad genética mitocondrial

En la Tabla 8 pueden observarse los valores de los índices de diversidad calculados para los BCM y el resto de las poblaciones analizadas (Tabla 1). Se espera una mayor diversidad genética en los centros de domesticación. La diversidad haplotípica total para América ($\hat{H}= 0.936 \pm 0.008$) es prácticamente la misma que para Iberia ($\hat{H}= 0.937 \pm 0.008$), ambas menores que la que presenta el resto de Europa ($\hat{H}= 0.970 \pm 0.003$) o el Oriente Medio ($\hat{H}= 0.974 \pm 0.015$) y Anatolia ($\hat{H}= 0.964 \pm 0.013$), las poblaciones ancestrales del ganado europeo. México^b ($\hat{H}= 0.904 \pm 0.020$) ocupa el primer lugar en diversidad haplotípica en América, mientras que si se toman en cuenta las poblaciones mexicanas de las razas BCLC y BL ($\hat{H}= 0.874 \pm 0.026$), ocupa el segundo lugar después de Antigua ($\hat{H}= 0.885 \pm 0.047$). En ambos casos se ubica por encima de España ($\hat{H}= 0.857 \pm 0.028$). Al observar las poblaciones individuales tenemos que en nuestro país, los bovinos Criollos de Chihuahua (BCCh) son especialmente diversos, alcanzando una diversidad ($\hat{H}= 0.977 \pm 0.054$) similar a la de los presuntos centros de domesticación del ganado taurino como los ya mencionados del Oriente Medio y Anatolia, así como de África ($\hat{H}= 0.912 \pm 0.016$) y Asia ($\hat{H}= 0.943 \pm 0.010$). Sin embargo, la diversidad haplotípica es un parámetro que depende del tamaño de la muestra analizada y generalmente presenta valores altos, por lo cual no es comparable con otros datos genéticos menos polimórficos. En cambio, la diversidad nucleotídica se considera una medida más adecuada para su interpretación biológica, pues no depende tanto del tamaño de la muestra o de la longitud de la secuencia analizada (Nei, 1987). La diversidad nucleotídica mexicana (BCB, BCCh, BCD, BCN, BCG y BCP) ($\pi_n= 0.015 \pm 0.008$) rebasa también a su homóloga española ($\pi_n= 0.009 \pm 0.005$) y es similar a la de otros países americanos y al promedio ibérico ($\pi_n= 0.016 \pm 0.009$), el europeo ($\pi_n= 0.015 \pm 0.008$), el de Anatolia ($\pi_n= 0.014 \pm 0.001$), el del Oriente Medio ($\pi_n= 0.016 \pm 0.009$), el asiático ($\pi_n= 0.014 \pm 0.001$) y el africano ($\pi_n= 0.012 \pm 0.004$). Si se observa cada población independiente, de las seis poblaciones, cuatro (BCB, BCCh, BCN y BCG) también superan el valor español. En los países sudamericanos estudiados hasta el momento la diversidad nucleotídica ($\pi_n= 0.016 \pm$

0.008), también es semejante a la de los centros de domesticación. Lo mismo sucede con todos los Criollos Americanos ($\pi_n = 0.015 \pm 0.008$), si son incluidos los mexicanos. Esto es importante, ya que en nuestro país sólo tenemos representantes de las familias haplotípicas T3 y T1, mientras que en el Viejo Mundo se encuentran además haplotipos de las familias T y T2 (Fig. 10). La riqueza haplotípica crece considerablemente hacia el oriente, donde las regiones de Anatolia ($\pi_n = 0.014 \pm 0.001$) y Asia ($\pi_n = 0.014 \pm 0.001$) poseen mayor riqueza de familias haplotípicas, con las T, T1, T2 y T3, en la primera, y las T, T2, T3 y T4 en la segunda. Lo mismo sucede en el caso de África ($\pi_n = 0.012 \pm 0.004$), donde además de las familias T1 y T3, pueden encontrarse haplotipos T.

Estos resultados y los de otros estudios (94, 106, 107) muestran cómo los Criollos Americanos se han mantenido como una muestra de la diversidad mitocondrial que existió hace medio siglo, compuesta por los haplotipos que portaron los ancestros de las razas españolas (y otras poblaciones) actuales. Éstas, al sufrir una selección predominantemente artificial e intensa conforme se ha avanzado en la investigación genética, han perdido buena parte de su diversidad. Así lo muestran también otros estudios con marcadores moleculares como microsatélites, el gen de la κ -caseína y del BoLA, tanto para bovinos mexicanos como para otros criollos de nuestro continente al ser comparados con razas especializadas (18, 18b, 20, 29, 41, 42, 53, 54).

En el proceso histórico de formación de las razas se pueden distinguir diversas etapas, en las cuales, la participación del ser humano en su diferenciación genética ha incidido en mayor o menor grado. En sus inicios, lo que existió fue una variedad de subespecies geográficas, previas a la domesticación, y que en el caso de los bovinos estuvieron distribuidas ampliamente en Eurasia y África. A partir de la Revolución Neolítica, con limitada intervención humana, estas subespecies derivaron en las razas primitivas. Eventualmente, gracias al conocimiento empírico primero, y los descubrimientos científicos después, tal intervención aumentaría de manera importante para conformar las razas naturales, en etapa de transición a las actuales. Finalmente, en el nacimiento de estas últimas, ya se vio involucrada una intensa selección genética que continúa hasta nuestros días, pero que todavía les ha permitido conservar su carácter regional. A partir de las razas modernas de ganado se han creado, con la ayuda de la biotecnología, las llamadas razas mejoradas, genéticamente muy homogéneas, con proyección internacional, y cuya explotación es dependiente de ciertos paquetes tecnológicos (34).

Analizando restos arqueológicos bovinos se ha podido determinar que la pérdida de diversidad genética (tanto de mtDNA como de ncDNA) en las razas europeas en general, ha sido constante y ha tenido lugar desde tiempos medievales (123, 126). Hace 500 años, seguramente la diversidad de las poblaciones bovinas ibéricas también era mayor que la actual, habiendo sido manejadas durante milenios de manera tradicional, y traídas al Continente Americano todavía en su estado de razas naturales. Al menos para el ganado español, sólo se reconocían en aquellos siglos algunas líneas de ganado bravo o de lidia, mientras que el resto de las poblaciones que fundaron el ganado americano han sido inferidas con base en sus similitudes con las razas modernas. Los primeros bovinos procedentes de España debieron incluir un mayor número tanto de haplotipos europeos, como de origen asiático y africano, pues en la muestra de 30 secuencias *D-loop* de

BCM, BCLC y BL (esta última sin influencia española desde hace setenta años) observamos algunos que son por primera vez reportados en nuestro continente, otros compartidos con poblaciones del resto de Europa que ya no se encuentran en Iberia, así como los compartidos con otras poblaciones latinoamericanas sin haber sido descritos hasta el momento en el Viejo Continente. Tampoco se puede desechar la posibilidad de que además de los bovinos ibéricos llegaran a América animales africanos, ya que un par de los haplotipos mexicanos de la familia T1, sólo se han reportado en países africanos muy lejanos de la Península Ibérica y en América (H6a, en Túnez, y el H18a, en Colombia, Mozambique y Brasil); además, mientras en las razas españolas y portuguesas los haplotipos T1 son minoría, en diferentes poblaciones americanas su frecuencia es importante, llegando a superar a los haplotipos T3 (como en el caso de Brasil y la Isla de Guadalupe), y en nuestro país, los haplotipos africanos constituyen casi la mitad de la diversidad. Aunque en esta muestra no se encontró la familia T1a, su presencia en otras poblaciones latinoamericanas y su ausencia en Iberia, sugieren que pudo haber llegado directamente de África. Por otro lado, la diversidad del mtDNA ha sido poco analizada tanto para ese continente como para las ex colonias americanas en comparación con las poblaciones europeas. Debido a que las rutas de llegada al Nuevo Mundo incluían escalas isleñas donde la diversidad bovina procedía de poblaciones tanto ibéricas como de colonias africanas, y las naves que transportaban esclavos negros desde sus países de origen pudieron haber traído reses locales consigo, no sería sorprendente que con posteriores estudios se confirme la ascendencia africana más moderna de los bovinos Criollos americanos, adicional a la ancestría africana que ya se encontraba en los ibéricos.

Utilidad de los estudios filogenéticos para el aprovechamiento de especies domésticas

Con el árbol filogenético y la red haplotípica que reflejan las relaciones entre los haplotipos individuales (Fig. 14A y B), es posible observar la ancestría mixta, europea (familia T3) y africana (familia T1), de los Criollos Mexicanos. Esta ancestría es la misma para los bovinos ibéricos, pero la frecuencia de la familia africana, tanto en México (aproximadamente un 50%) (Tabla 6) como en otras ex colonias europeas, ha sido mayor que la que ocurre en España y Portugal (5-30%). En el árbol que muestra las relaciones entre poblaciones americanas e ibéricas (Fig. 15), así como en la Tabla 4, es posible apreciar que México es más cercano genéticamente a otras dos ex colonias españolas, Colombia y Argentina, así como a España y Portugal, que a otras ex colonias de diferentes países europeos (Brasil, Antigua, Guadalupe, Santa Lucía). Tal vez México sea más cercano a Portugal ($F_{st}= 0.0113$; $Nm= 43.6$) que a España ($F_{st}= 0.0508$; $Nm= 9.33$) debido a que en Portugal, la frecuencia de haplotipos africanos es ligeramente más alta que en España (datos no mostrados). Por otro lado, la distancia entre Brasil y Portugal es mayor ($F_{st}= 0.02765$; $Nm=1.31$) que entre Brasil y las islas del Caribe (Antigua, Guadalupe, Santa Lucía). Aunque España y Portugal hayan sido las fuentes del ganado mexicano y brasileño, respectivamente, las afinidades genéticas encontradas podrían ser consecuencia de que estas ex colonias europeas (México con otras ex colonias españolas y Brasil con las islas mencionadas) compartieron rutas comerciales que transportaban al ganado bovino y

otros bienes. Pero no olvidemos que, a partir de la ausencia de la familia T1a en México y otras ex colonias españolas, tales rutas se ha propuesto que fueron independientes entre ellas.

Al interior del país se puede apreciar una tendencia de las poblaciones relativamente más norteñas (BCB, BCCh y BCD) y sureñas (BCG, BCN y BCP) a agruparse entre ellas. Este patrón coincide con una mayor diversidad genética en las tres poblaciones de BCM del norte (Tabla 8) y una mayor frecuencia de haplotipos africanos en las poblaciones del sur (Tabla 6).

Las relaciones filogenéticas que existen entre las razas criollas americanas y las autóctonas ibéricas (y posiblemente hasta algunas africanas) podrían ser el cimiento de acciones destinadas a la conservación y mejora recíproca de los grupos raciales. Por ejemplo, se ha planteado que el problema de hibridación con *B. indicus* en poblaciones de Criollos podría aliviarse si éstas son “refrescadas” mediante su cruzamiento con razas españolas o lusitanas; asimismo, la calidad y productividad que presentan actualmente las razas españolas adaptadas y mejoradas en medios adversos de producción, podrían influir en las de los Criollos que han sobrevivido en ambientes similares en nuestro continente (5, 7), pues el conocimiento de las condiciones bajo las cuales ocurre la caracterización de las razas puede ser usado para predecir su comportamiento en otros ambientes (37). Tal vez este pueda ser el caso de la raza española Retinta, reconocida como descendiente de los ancestros andaluces que se considera tuvieron mayor influencia en la fundación del ganado mexicano. Los animales retintos están caracterizados por su vocación para la producción de carne, que además ha sido seleccionada en condiciones extensivas, secas y calurosas; tienen la capacidad de recorrer largos trayectos para alimentarse de una vegetación pobre, quemada por el sol; sus movimientos son ligeros y producen carne de excelente calidad, por lo cual han sido llamados “la gran raza de carne de la España seca” (5); también presentan una marcada predisposición a la resistencia a enfermedades endoparasitarias, son longevas, con gran facilidad de parto, aptitud maternal y para el cruzamiento; finalmente, su producción lechera no es despreciable y muestran buena recuperación después de sequías prolongadas (5). Todas estas características también las expresan algunas poblaciones del Criollo Mexicano, excepto que éstas han permanecido como un modelo de raza no seleccionada intensivamente y conservan una mayor diversidad genética que diferentes razas comerciales (18, 18b, 29, 53, 54). Esto último les concede el potencial como reservas genéticas donde puede radicar la clave durante el surgimiento de epidemias, o la flexibilidad para responder a nuevos esquemas de selección. Además, su adaptación a distintas regiones mexicanas las convierte en un recurso con posibilidades no sólo de explotación más intensiva en esas zonas, sino de contribuir genéticamente a otros hatos nacionales y extranjeros.

Razones para la conservación de las razas criollas locales

Si bien la combinación de las nuevas razas y técnicas de producción modernas ha traído mayores ganancias económicas, también ha hecho que el uso de animales y prácticas tradicionales sean más riesgosos para los productores. Como consecuencia, se ha dado la extinción de estos recursos genéticos animales indígenas (AnGRs) y las asociadas pérdidas de modos de vida y cambios en los paisajes locales.

Sin embargo, hasta a fecha existe aún una demanda importante de los productos que se obtienen de las especies domésticas autóctonas, así como de los medios tradicionales para su obtención. Los factores económicos no son los únicos que explican la pérdida de los AnGRs locales, la aplicación de políticas que han subsidiado de modo indiscriminado (premeditada o no premeditadamente) a animales importados y la producción intensiva en general, han actuado en detrimento de las razas autóctonas. La cuestión que surge ahora es, si el mercado actual estimula la sustitución de las razas locales, ¿cuáles serían entonces las razones que la sociedad tendría para conservarlas?. En general, se han propuesto por lo menos cuatro argumentos a favor de la conservación de los recursos domésticos locales: a) su valor como stock genético; b) sus efectos sobre la preservación del medio ambiente y paisaje locales; c) su contribución en la preservación de estilos de vida tradicionales y; d) su valor de existencia *per se*. Las implicaciones de estas razones abarcan, desde la posibilidad de contar con un pool genético para el desarrollo de nuevas razas o refrescamiento de las ya existentes, hasta la conservación cultural de las formas de producción tradicionales de nuestros alimentos y el simple deseo de preservar para la posteridad especies y sus variedades que han sido parte de nuestra historia.

El valor genético de las razas radica en sus cualidades especiales como la adaptación a los ambientes y enfermedades locales. Sus índices productivos por sí mismos pueden no ser competitivos con los de las razas mejoradas artificialmente, pero al investigar su valor asociado con características como su capacidad de tracción, la facilidad de su manejo o su capacidad reproductiva, resulta que son igual o incluso mayormente preferidos por los pequeños productores.

Aunque la posibilidad de conservar cantidades suficientes de embriones y muestras de DNA mediante métodos *in vitro* se considera cada vez más cercana, los métodos de conservación *in vivo* parecen actualmente los más factibles, sobre todo en los países en desarrollo, donde aún son manejadas muchas razas autóctonas por pequeños productores. Además estos métodos son más baratos, considerando que los animales ya se encuentran sobreviviendo en los ambientes para los que se han adaptado y que se beneficiaría económicamente a sus productores (181).

Nosotros como sociedad debemos evaluar si vale la pena apoyar políticas de conservación de estas especies y por qué. Asociado con esto, está determinar la cantidad monetaria que se considere debe invertirse en ello. La definición de estas cuestiones es el eje guía para el desarrollo de los planes de conservación; no obstante, existe muy poca investigación al respecto.

7. Conclusiones

- La ausencia de haplotipos *B. indicus* en las poblaciones estudiadas confirma que, por lo menos vía materna, éstas no han sufrido mestizaje con ganado cebuino.
- La constitución haplotípica de los BCM es una submuestra de la encontrada en las razas españolas, la cual incluye las familias *B. taurus* europea T3 y africana T1, pero también está formada por haplotipos no descritos en ninguna raza ibérica y por aquellos únicos de México (5 haplotipos). La composición haplotípica de los BCM es muy similar a la de bovinos criollos de otras ex colonias españolas (Argentina, Bolivia, Colombia), donde la familia europea T3 es la más frecuente y la familia africana T1 tiene una presencia importante (mayor que en la Península Ibérica).
- En la muestra analizada de los BCM no se encontraron individuos portadores de haplotipos pertenecientes a la familia africana T1a, tal como predijo Lirón *et al.* (2006). Según su hipótesis, esto se debe a que a las colonias españolas no llegaba la ruta comercial por la cual se trasportó esta familia haplotípica desde su origen hasta ex colonias portuguesas, francesas e inglesas.
- En las poblaciones bovinas mexicanas se ha conservado una parte de la diversidad ibérica ancestral, pues poseen haplotipos que ya no existen (o lo están en muy baja frecuencia) ni en España ni en el resto del mundo. Éstos tal vez han sobrevivido por azar. También la pérdida de la señal genética de expansión poblacional en los bovinos de nuestro continente puede ser consecuencia de la deriva génica.
- La diversidad de los BCM es equiparable a la de otras razas criollas latinoamericanas y mayor que la de poblaciones españolas.
- En nuestro país se observa una tendencia de las poblaciones del norte (BCB, BCCh y BCD) y del sur (BCG, BCN y BCP) a agruparse entre ellas. Esto coincide con una mayor diversidad haplotípica en el norte y una frecuencia mayor de haplotipos africanos en el sur.
- Estudios genéticos previos han mostrado la diferenciación regional de los BCM, análisis más amplios y completos podrían ayudar tanto a la definición de razas específicas dentro de este ganado, como al esclarecimiento de los hechos históricos sobre su llegada a México.
- Hoy en día, la reproducción del BCM ocurre sólo en los sistemas agropecuarios más modestos, incluidos los de diversos grupos indígenas. La combinación de sus características como la

adaptación a su medio y posiblemente caracteres de importancia económica, junto con políticas de apoyo para los propietarios, podrían no sólo mejorar la calidad de vida de éstos, sino asegurar la conservación de este recurso nacional y constituir una nueva opción de ecosistemas agropecuarios con bajo requerimiento de insumos, amigables con el ambiente. Evidentemente, para lograr tan ambiciosos objetivos, es necesario localizar las poblaciones remanentes y caracterizarlas antes de que desaparezcan por completo.

8. Perspectivas

La diversidad genética de los bovinos Criollos mexicanos podría analizarse de manera más profunda y fina con la utilización de otros marcadores moleculares y la ampliación del muestreo. Los marcadores de DNA nuclear no codificantes como los microsatélites y diversos genes como los de las proteínas lácteas, han probado ser de utilidad para estudios de genética poblacional y filogeografía, así como para investigaciones más prácticas sobre cualidades productivas de las razas bovinas. Loci del cromosoma Y también jugarían un papel importante para la detección del posible flujo génico vía paterna entre los Criollos y razas importada, así como en el estudio del componente también paterno que estos y otros bovinos portaban cuando sus antepasados llegaron a América, hace medio milenio. Existe una gran variedad de investigaciones a las que pueden ser sujetas estas poblaciones, como la búsqueda de asociaciones entre los linajes maternos y cualidades productivas de los animales o la búsqueda de nuevos alelos. Adicionalmente a otros estudios genéticos poblacionales de los Criollos Mexicanos, herramientas analíticas poderosas como la coalescencia contribuirían al entendimiento tanto de las fuerzas evolutivas como de la historia poblacional que han moldeado su diversidad genética. Esto es importante para la planeación de estrategias de manejo de estos recursos.

Linajes mitocondriales y su asociación con diferentes caracteres

La variación en la secuencia del mtDNA afecta sus funciones metabólicas. Debido a su importancia en los organismos, se han estudiado las posibles diferencias entre animales portadores de linajes mitocondriales divergentes, y encontrado variación entre sus actividades enzimáticas y de fosforilación oxidativa. Por ejemplo, se ha reportado diferencias en el consumo de oxígeno en especies como *Drosophila*, conejos, ovejas, ratones, etc. En humanos, son bien conocidas algunas enfermedades heredadas vía materna (miopatía mitocondrial, miopatía óptica, acidosis láctica, etc.) y otras causadas por mutaciones en el genoma mitocondrial, así como la asociación de algunas variantes con la longevidad. En bovinos, diferentes estudios indican una relación entre el linaje materno y caracteres como la cantidad de grasa de leche producida (119), características de la carne (122), fertilidad materna (121), pesos de las crías al nacimiento y su destete (119).

Alelos nuevos en las poblaciones de bovinos Criollos

Los ungulados que habitan en climas áridos utilizan una serie de mecanismos tanto morfológicos como fisiológicos y de comportamiento (como alimentación, selección y uso de microhábitat) para enfrentarse a las altas temperaturas (175). La adaptación local de los bovinos Criollos Latinoamericanos (175) y Mexicanos (32, 32b) a las zonas áridas ya ha sido estudiada a nivel de comportamiento. De hecho, investigadores de la Universidad de Nuevo México están interesados en estudiar las bases genéticas moleculares de la resistencia al calor del ganado Criollo Mexicano, puesto que éste tiene el potencial de ser explotado en los ecosistemas áridos que compartimos en la frontera (32). Por otro lado, en diversas poblaciones de Criollos

se expresa un gen (del tipo de pelo) asociado con la regulación del calor corporal (40), el cual valdría la pena buscar en las poblaciones mexicanas. Los estadounidenses han sabido aprovechar otros animales Criollos descendientes de los bovinos ibéricos (ganado *Longhorn*) y actualmente éstos son valorados para la producción de carne *light* en el mercado local (131).

En nuestro país existen estudios que apuntan a que el Criollo puede ser explotado como raza materna en los sistemas de producción de becerros para engorda, ya que las vacas criollas sobresalen en características reproductivas como fertilidad, habilidad materna y facilidad de parto, considerando además que no están sujetas a ningún manejo reproductivo. Los cruzamientos con estas hembras mejoran la eficiencia del sistema vaca-cría a través de una mayor fertilidad, sobrevivencia postnatal y el crecimiento hasta el destete de las crías (22, 49, 50). Así mismo, algunas características del comportamiento en engorda y características de la canal han favorecido a la raza criolla o a sus cruza (52).

Adicionalmente, los Criollos Mexicanos han demostrado producir leche con cualidades muy deseables como un alto porcentaje de grasa, proteínas y otras que todavía no han sido estudiadas; por ejemplo, que no cambia su sabor después de hervida y forma “nata” en repetidos hervores, o el sabor particular de los quesos que produce la leche del ganado Chinampo (128). Diversos marcadores genéticos relacionados con la calidad y producción de leche ya han sido explorados en diversas razas comerciales y criollas (176, 177), pero no en las poblaciones mexicanas. Debido a su ancestría compartida, también existe la posibilidad de que el Criollo nacional comparta con varios de sus congéneres sudamericanos la cualidad de una aceptable producción lechera (61, 129) y con los argentinos (130) y estadounidenses (131), la de producir una carne magra, caracter muy valioso en el mercado cárnico actual.

Otros estudios interesantes a los que pueden ser sujetas estas poblaciones, dada la heterogeneidad ambiental en la que habitan, incluyen los de plasticidad fenotípica, como ya ha ocurrido con los Criollos de Guadalupe. Con éstos, se contribuye a dilucidar las fases fisiológicas de la interacción genotipo-ambiente, así como las relaciones con caracteres productivos como la nutrición, características de la canal, fertilidad, comportamiento, etc. Tal vez con ello pueda aumentar el interés por las razas adaptadas localmente (178).

Análisis de colaescencia

Las genealogías de genes trazan las relaciones evolutivas entre haplotipos o alelos, permitiendo la reconstrucción de los procesos evolutivos que han sufrido las poblaciones bajo los principios de la coalescencia. Estos métodos tratan de modelar el pasado utilizando el proceso estocástico de la coalescencia, el concepto de que los alelos en una población pueden ser rastreados hacia atrás en el tiempo hasta el punto en el que coalescen en un alelo ancestral común. La idea es que en ausencia de selección, los linajes muestreados pueden ser vistos hacia atrás en el tiempo “escogiendo” al azar a sus padres. Cuando dos linajes escogen al mismo padre hay un evento de coalescencia. Eventualmente, todos los linajes coalescen en un mismo y único linaje. Este tipo de análisis permiten la estimación de los parámetros del proceso genealógico que da como resultado a cada árbol, es decir, parámetros poblacionales como las

tasas de mutación o migración, deriva génica, los tamaños efectivos poblacionales históricos y otros procesos, como estimaciones más cercanas y más realistas de flujo génico (91).

Endogamia y selección natural en poblaciones pequeñas

La endogamia ha demostrado, tanto en la naturaleza como en zoológicos, laboratorios y granjas, ser una fuerza evolutiva que provoca la pérdida de diversidad genética, la acumulación de alelos deletéreos y la reducción de la adecuación o *fitness* en las poblaciones. Sin embargo, se ha propuesto que en combinación con la selección natural, la endogamia también puede purgar los alelos deletéreos en un ambiente determinado. Un estudio sobre la diversidad genética de un hato feral del norte de Inglaterra (bovinos Chillingham) parece una evidencia de este fenómeno. El pequeño grupo de animales ha vivido aislado genéticamente en un parque durante aproximadamente tres siglos. A pesar de no haber sufrido migración, los registros de nacimientos y muertes indican que su fertilidad o viabilidad poblacional no han decaído. Para 1947, sólo sobrevivieron cinco toros y ocho vacas y, en el año 2000, constituían una población de 49 individuos. Estudios basados en loci de grupos sanguíneos, algunas otras proteínas y microsatélites, han mostrado que esta población es muy homogénea genéticamente, con homocigosis que superan no sólo la media de las razas bovinas, sino la de los mamíferos. El tamaño efectivo poblacional calculado también habla de su bajísima diversidad genética ($N_e=8$). Es por esto que se propone que su sobrevivencia se debe a que los alelos deletéreos han sido purgados de la población, mientras que la falta de diversidad en loci altamente polimórficos (microsatélites) y además cercanos al MHC, sugiere que la selección por parásitos o enfermedades no ha sido importante o bien, que un haplotipo óptimo es el que se ha fijado en la población (179). Algo similar parece haber ocurrido con una raza bovina japonesa (bovinos de la isla Mishima), separada del resto de las poblaciones hace más de doscientos años (180).

Se cree que para algunas poblaciones mexicanas de Criollos la endogamia también ha sido importante y ha provocado su homogeneidad genética (18, 18b, 29); sin embargo, no se han realizado estudios donde se analice su viabilidad poblacional en relación con esta u otras fuerzas evolutivas (que induzcan la adaptación local). De hallarse en los BCM resultados similares a las referidas poblaciones aisladas de bovinos, por sus características genéticas, son candidatos importantes para estudios evolutivos y de resistencia a enfermedades (179).

Anexo 1

El bovino Criollo, parte de la biodiversidad nacional, y la ganadería sustentable

1.1 Situación actual del ganado bovino Criollo Mexicano, parte de la biodiversidad nacional

En su libro sobre el ganado Criollo, Rouse (1977) incluyó dos mapas de nuestro hemisferio correspondientes a los años 1800 y 1975. En el primero, toda la América de habla castellana (el autor no incluyó a Brasil), desde la frontera de Estados Unidos hasta la Patagonia, está cubierta de color amarillo, correspondiente a la distribución del Criollo. En el segundo, la misma zona (con exclusión de Argentina y el sur de Chile) aparece rayada, indicando que el Criollo, en todos los países de clima tropical y subtropical, fue mestizado con el cebú. En la región templada el mestizaje también se llevó a cabo, pero con el uso de razas europeas. Entre los pequeños núcleos sobrevivientes del ganado Criollo, México no es mencionado (129b).

La FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación) publicó en el año 1977 una bibliografía del ganado vacuno Criollo de las Américas. En ella, la mayoría de las publicaciones corresponden a artículos de divulgación redactados en los años 1930–40's, que son muy escasos en las bibliotecas. Otra parte corresponde a tesis estudiantiles de postgrado que tampoco están disponibles. En la literatura consultada se encontró información, bastante incompleta, sólo de algunas razas criollas (129). En Colombia se reconocen por lo menos siete razas de Criollos (36, 107), mientras que en Bolivia se distinguen cuatro y en Argentina, dos (47). En México, de acuerdo con un estudio realizado con cuatro microsatélites de seis poblaciones, se concluyó que cinco de ellas pueden ser consideradas como una sola población homogénea (cuatro de Chihuahua y una de Tamaulipas), mientras que la restante (Chihuahua), debería considerarse como una población diferente, esto tan sólo en el norte del país (29). En otra comparación (con 9 microsatélites y gen de la κ -caseína), también se encontraron diferencias entre las poblaciones mexicanas (Chihuahua, Durango, Guerrero y Nayarit) (18, 18b). En general, éstas son descritas como razas de buena fertilidad, eficiencia reproductiva y longevidad, adaptación al consumo y aprovechamiento de pastos tropicales, con capacidad de recorrer largas distancias en busca de forraje, alto sentido maternal, tolerancia y resistencia a los factores climáticos adversos y a las enfermedades tropicales. Debido a estas características, el ganado Criollo es señalado como de gran valor para las regiones del Continente Americano donde los factores climáticos y socioeconómicos no permiten explotar animales de razas formadas en las regiones templadas, puras o mestizadas (129).

El aprovechamiento de la diversidad biológica, incluida la de las especies domésticas, representa el eje fundamental para el desarrollo nacional y de otros países megadiversos. A pesar de esto, México es un país tradicionalmente importador de germoplasma, lo cual ha puesto en riesgo y, en muchos casos, ha dado como resultado la pérdida de tal diversidad (127). Los bovinos Criollos Mexicanos se han adaptado de manera natural a los múltiples climas que ofrece el país; sin embargo, tal vez su característica más valiosa es la adaptación a los trópicos secos, ya que es en estas regiones donde contribuyen al bienestar humano de manera decisiva. Mientras en las áreas templadas diversas razas europeas más productivas han sobrevivido y dominado, los Criollos han persistido y sostenido la economía de los pequeños productores en

los ambientes más agrestes, gracias a que no son exigentes en sus requerimientos alimenticios ni requieren de ayuda alguna para su reproducción (128).

Nuestro país está clasificado como noveno dentro de la lista de los diez países bioculturalmente más ricos y es también valuado como uno de los principales centros de diversificación y domesticación mundiales (131, 133, 134). De acuerdo con el Fondo Mundial para la Naturaleza (World Wildlife Fund), en el mundo existen cinco ecosistemas terrestres principales, divididos en once tipos de hábitats y éstos, a su vez, en 191 ecorregiones. México posee los cinco ecosistemas, nueve de los once hábitats (82%) y 51 de las 191 ecorregiones (26.7%), colocándose como el país ecológicamente más diverso del continente. En términos de número de especies, México ocupa el tercer lugar después de Brasil y Colombia, pero es el país más rico en diversidad de reptiles, segundo en mamíferos y cuarto en anfibios y plantas, siendo dueño de aproximadamente el 10% de la biodiversidad terrestre mundial (127b). Existen varios factores responsables de la excepcional riqueza biológica mexicana: a escala continental, nuestro territorio sirve de puente entre las dos áreas biogeográficas más grandes del mundo, la Neoártica (Norteamérica) y la Neotropical (Centro, Sudamérica y el Caribe), de hecho, la zona de transición entre estos dos territorios se concentra en Oaxaca, el estado más diverso. El país recibe tormentas tropicales durante el verano y el otoño, y frentes polares fríos en invierno y primavera; por su ubicación en la zona intertropical de circulación atmosférica, existe un promedio anual de precipitaciones pluviales que oscila ampliamente, determinando zonas áridas y húmedas, con temperaturas altas y frías. La topografía mexicana es quebrada, constituida por extensas cadenas montañosas (principalmente la Sierra Madre Oriental y la Occidental) que afectan los climas locales (127, 135). La Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) ha determinado que en nuestro país existen alrededor de 155 áreas prioritarias para su conservación, con una superposición significativa (39%) entre ellas y los territorios ocupados por campesinos e indígenas; de hecho, la mitad de estas zonas están localizadas en los diez estados más biodiversos (133).

Su heterogeneidad ambiental y la riqueza de sus recursos naturales fueron, sin lugar a dudas, factores decisivos que hicieron de México la cuna de las grandes civilizaciones prehispánicas (133). Éstas desarrollaron la gran variedad de recursos domésticos, predominantemente plantas, hoy considerados parte de la biodiversidad mundial (13c, 134, 136). Como consecuencia, nuestro país sigue siendo un territorio donde predominan los paisajes agrarios aún después de siglos de cambios sociales. Los indígenas y campesinos descendientes de ellos son dueños de la mitad del territorio nacional (alrededor de 103 millones de hectáreas), de gran parte de las áreas boscosas (70%) y de la mayoría de las tierras para la agricultura (80%) (133). Los pueblos indígenas suman 58 grupos principales que se comunican en 240 lenguas y dialectos diferentes al español y que habitan prácticamente todas las áreas naturales del país, desde las tierras bajas tropicales y las montañas templadas, hasta las zonas costeras, las áreas desérticas y las semidesérticas (133, 137). Esta diversidad cultural se ve reflejada en las formas de agricultura que han seguido evolucionando de manera intrincada con la tremenda diversidad ambiental mexicana y que, desde La Conquista, incorporó a las especies españolas tanto animales como vegetales. En particular, los animales Criollos han sido casi omnipresentes en la práctica agrícola tradicional desde entonces y se han convertido

en nuestras poblaciones autóctonas de ganado. Estos animales forman parte de los sistemas de producción ya sea predominantemente agrícolas, pecuarios o forestales (1, 3).

Los pastizales o potreros son el sistema agroecológico más extenso y reciente de la historia ambiental mexicana; sin embargo, su entendimiento es muy limitado. Sabemos poco acerca de la relación entre el ganado, la flora y la fauna locales, acerca del efecto de las condiciones ambientales en las reses y de su intervención en el cambio de las condiciones del hábitat. Tradicionalmente, la ganadería se ha considerado como una perturbación a los ecosistemas, irreversible y de gran envergadura, que acarrea la desaparición de especies nativas, la invasión de especies exóticas y que es causante de los cambios en la estructura física y la fertilidad del suelo (3). También ha sido señalada como causa de la concentración histórica de la tierra y de mantener en el medio rural la dualidad del latifundio y el minifundio, con sus diversas consecuencias económicas y sociales a lo largo de la historia (16, 138, 139). No obstante, el tipo de ganadería al que se alude es aquella a gran escala, tecnificada y extensiva, dirigida exclusivamente al aumento de la productividad y la producción animal. El conocimiento ecológico escaso y fragmentario de los sistemas ganaderos contribuye a mitificar el impacto ambiental de esta actividad y sus alternativas de manejo racional. Deberían tomarse en cuenta las otras formas de producción ganadera que existen desde la introducción de los bovinos a suelo nacional, algunas de menor escala, otras intensivas y adaptadas a las condiciones locales, y que han sido desarrolladas y conservadas por las comunidades rurales de todo el país (3). La ganadería campesina respeta la base de la agricultura tradicional mesoamericana, la conservación de la diversidad biológica y el mantenimiento de los servicios de los ecosistemas (3, 140-147).

La agrobiodiversidad mexicana y su potencial adaptativo a sistemas de producción intensivos ha sido preservada, paradójicamente, por las comunidades históricamente excluidas de los procesos de modernización nacionales. No es casual que los núcleos sobrevivientes de las razas Criollas se encuentren predominantemente en manos indígenas y de pequeños productores rurales. Está documentado que la supervivencia de los bovinos Criollos Mexicanos y otros recursos genéticos se ha limitado casi en su totalidad a áreas de marginalidad socioeconómica crónica, donde los programas de crédito y promoción de paquetes tecnológicos tipo Revolución Verde y Ganadera no se han difundido ampliamente (19, 23-25, 27-30, 32, 146, 148, 149). Aún con la estrecha relación con la cultura occidental y el largo proceso de mestizaje que dio origen a la cultura mexicana, en estas condiciones también sobreviven muchas poblaciones indígenas y mestizas que han conservado los hábitos alimenticios de las civilizaciones prehispánicas y sus tradiciones agropecuarias. Estos productores no están muy influenciados por la cultura de la adquisición de insumos externos; su producción es de subsistencia y diversificada, orientada hacia la disminución de los riesgos más que al incremento de la productividad. A diferencia de las explotaciones intensivas, que utilizan pocas especies genéticamente homogéneas, en las producciones tradicionales se explotan especies animales multiuso (doble propósito, tracción, fertilización con estiércoles) y policultivos ancestrales (por ejemplo, en las milpas se combina el maíz con frijol, calabaza, etc., y en los mogotes el maíz con calabaza, chíca, amaranto, etc.). Estas estrategias de diversificación tienen las cualidades de disminuir la incidencia de enfermedades y plagas, reproduciendo razas animales y semillas criollas; de

estabilizar la producción, haciendo un uso más eficiente de la mano de obra e intensificando la producción con recursos limitados; de maximizar los ingresos con niveles bajos de tecnología; adicionalmente, proporcionan la ventaja de conservar una alta diversidad de genotipos y con ello, la diversidad de la dieta (25, 30, 140-144, 146, 148, 149).

La estrecha correspondencia entre los territorios indígenas y las áreas prioritarias para la conservación, tanto del germoplasma agropecuario como de la biodiversidad terrestre, convierte a estos pueblos en los custodios naturales de los recursos; sin embargo, la diversidad cultural que representa la población de habla indígena también se encuentra amenazada. Hacia 1930 esta población (con 62 lenguas indígenas) representaba el 16% nacional, mientras que para el 2005 era de alrededor del 7% (150). Las comunidades campesinas e indígenas de México producen una parte importante de los productos de alta demanda local y regional, además de conservar recursos biológicos invaluable y formas de apropiación o aprovechamiento de la tierra con un alto potencial para ser explotados (12, 25, 133, 146). Bajo la nueva perspectiva del axioma biocultural, debido a que la identidad cultural está ligada a la biodiversidad, ésta sólo puede ser preservada efectivamente si se conserva la diversidad de las culturas y viceversa. La conservación de los recursos naturales es un proceso social y político, no un proceso biológico (133).

Erosión genética y ganadería sustentable

El crecimiento económico y demográfico, así como el incremento de la urbanización, se han entendido como las causas del aumento en la demanda y la producción alimentaria. Solamente en los países en desarrollo, se anticipa que en menos de quince años (2020) se duplicará la producción pecuaria, que después de la acuicultura (Revolución Azul), es el subsector alimentario que está creciendo más aceleradamente (Revolución Ganadera) (140). De manera alternativa, se ha propuesto que la caída en los precios de los productos animales y sus derivados, gracias a la producción intensiva, es el principal factor que ha favorecido el aumento en el consumo de carne en los países en vías de desarrollo. Instituciones internacionales como la FAO o el Banco Mundial, promueven entre los gobiernos locales el aumento de la producción y la productividad con el argumento de que existe un incremento en la demanda: en realidad, este aumento es secundario a la oferta de productos animales baratos, que favorece el cambio paulatino en los hábitos de consumo y, posteriormente, su demanda, creándose un ciclo de retroalimentación (151). De cualquier manera, las compañías multinacionales del sector y los grandes productores han sido los principales beneficiarios de esta tendencia, produciendo o comercializando la mayor parte de los alimentos a nivel mundial, mientras que las producciones pequeñas y medianas se han visto afectadas negativamente. El esquema de la producción industrial de alimentos también ha tenido implicaciones perniciosas para el medio ambiente, la salud, la diversidad alimentaria y la biodiversidad (14, 151, 152).

En el mundo, 1,200 millones de personas viven en situación de pobreza; de éstas, la gran mayoría habitan en zonas rurales (900 millones) y dependen de la cría de animales para su supervivencia (600 millones). El crecimiento de la demanda de productos animales debería ser, por lo tanto, una oportunidad de desarrollo para estos sectores, más aún en vista de que su participación en la producción de ganado ya es

significativa y cuentan con recursos zoogenéticos de gran potencial (14, 140, 153). Sin embargo, la transformación del sector ganadero ha traído consigo una mezcla de políticas, reglamentos, normas y valores mundiales que, al permear a nivel nacional y regional, se han traducido en obstáculos, falta de competitividad y riesgos para los pequeños productores, concentrando la producción en explotaciones especializadas de mayor tamaño y pocos propietarios (8, 154).

La producción intensiva ha sido impulsada globalmente con políticas y esquemas de apoyo. Con ello, las líneas genéticas comerciales de muy pocas especies han ido sustituyendo a las variedades y razas locales (14, 20, 21, 140). El resultado ha sido nuestra actual dependencia en básicamente tres cereales (arroz, trigo y maíz), un tubérculo (papa) y catorce especies de animales domésticos. Los bovinos, porcinos y gallinas, seguidas de los ovinos y caprinos, son las especies más importantes (13-14).

El uso indiscriminado de organismos especializados y exóticos, sin la formulación correcta de programas de uso y/o mejoramiento genético, ha provocado la pérdida de una gran cantidad de diversidad genética, tanto al nivel de variedades vegetales y razas animales completas, como al interior de sus poblaciones (14, 20, 21, 30b, 37, 151). En el caso de los animales domésticos, la tasa de pérdida de razas se ha visto acelerada recientemente a una raza/mes (84 razas en los últimos 7 años), mientras que en el siglo pasado se perdía una raza/año (100 razas en un siglo). Para el año 2000 se había reportado a la FAO, mediante el Banco Mundial de Datos para los Recursos Genéticos de los Animales de Granja, la existencia de 6,300 razas de 30 sp de mamíferos y aves, de las cuales el 21% (1,350 razas) ya están extintas o en peligro de serlo; este porcentaje aumenta hasta el 36% (2,255 razas) si se incluyen aquellas sin datos poblacionales. Hasta la fecha, la extinción de recursos zoogenéticos es mayor en los países industrializados, donde la producción ganadera ha sido más intensa; sin embargo, a medida que los países en vías de desarrollo han adoptado este tipo de producción, la erosión genética ha ocurrido en ellos también (13-13c, 15).

Desde hace casi treinta años la FAO ya había advertido sobre el peligro de la pérdida de diversidad en las especies domésticas, e incluso sugirió una serie de medidas preventivas a seguir durante el desarrollo y manejo de razas: i) la continuación de algunas poblaciones con intensidades de selección modestas y tamaños poblacionales grandes; ii) evitar la selección para una sola o muy pocas características productivas; iii) introducir poblaciones control para ver si la respuesta a la selección declina y cuándo esto sucede, y; iv) la caracterización de poblaciones alternativas de modo que se conozcan sus ventajas y desventajas (155). A pesar de esto, la regla ha sido la creación de razas especializadas de un solo propósito mediante un manejo que ha comprometido la diversidad genética. Su reproducción se ha basado en pocos y claros objetivos: eficiencia alimentaria, ganancia de peso, cantidad de leche, contenido de grasa, etc., todos bajo condiciones óptimas de producción; esto a través del uso intensivo de élites maternas o paternas, y del elevado flujo genético entre poblaciones (mediante las técnicas de reproducción asistida como la inseminación artificial o la transferencia de embriones). Los regímenes de selección, al ignorar durante mucho tiempo una serie de características deseables, han creado poblaciones genéticamente muy homogéneas con problemas de fertilidad, sobrevivencia, cuidado de las crías, susceptibilidad a enfermedades, etc. (14, 20). El reducido número de razas explotadas y su pequeño tamaño efectivo poblacional (N_e) (parámetro utilizado para

calcular la diversidad genética) son indicadores de tal homogenidad: la mayor parte de la producción global de huevos y carne de pollo es industrial y deriva sólo de cuatro razas; lo mismo sucede con el 42% de la producción global de cerdos, con cinco razas dominantes; y con 2/3 de la producción lechera mundial, que se obtiene principalmente de tres razas especializadas. El estrechamiento genético ha sido tal, que la FAO asume que para la mayoría de las razas comerciales el N_e es menor a 100 animales, el mínimo requerido para su preservación. En cerdos se han calculado $N_e=71$ (Yorkshire), $N_e=74$ (Hampshire) y $N_e=61$ (Duroc). También para las razas bovinas lecheras en los E. U. A, el $N_e < 100$ animales: $N_e=31$ (Brown Swiss), $N_e=32$ (Jersey) y $N_e=60$ (Holstein), éste último para una población de 3.7 millones de vacas. La uniformidad también puede observarse al comparar el grado de diferenciación genética y el número de migrantes por generación (N_m) entre hatos de la raza Holstein, en contraste con bovinos Criollos. Los primeros presentan mayor homogenidad genética, aún entre continentes, en contraste con poblaciones criollas separadas por no más de 3000 km en Argentina ($N_m=22$ para Holstein y $N_m=4$ para el Criollo Argentino) (14, 20, 38). La mayor diversidad genética de las poblaciones criollas con respecto a numerosas razas comerciales, y que expresan alelos y/o haplotipos únicos ha sido demostrado en varios estudios (19, 20, 22-24, 26-29, 32, 33, 39-55).

La pobreza está directamente relacionada con la degradación de los recursos naturales en general y, en particular, con la pérdida de biodiversidad, incluida la representada por las especies domésticas (154, 156, 157). Con la erosión de la variabilidad genética a todos sus niveles (poblaciones, especies, ecosistemas, etc.), la sustentabilidad de los sistemas de producción alimentaria se hace proporcionalmente más vulnerable (14, 37, 153). A su vez, la diversidad cultural se encuentra estrechamente asociada con las principales concentraciones de biodiversidad existentes (en los mapas globales se pueden apreciar los traslapes entre las áreas con alta riqueza biológica y las áreas con alta diversidad de lenguas, el mejor indicador para distinguir culturas individuales) (133). De esta manera, la preservación de la diversidad cultural de nuestra especie y la biodiversidad mundial son interdependientes y están supeditadas a la eliminación de la pobreza. Ante las preocupantes cifras sobre la pérdida de diversidad en las especies domésticas y la situación de pobreza mundial, desde los años 1980's se apoyan en todo el mundo nuevas alternativas para el mantenimiento de una producción alimentaria sustentable e incluyente de los productores rurales, así como sus hasta ahora subutilizadas o desperdiciadas razas domésticas.

Principalmente en los países desarrollados, ya se reconoce la importancia económica y sociocultural del ganado. En algunos países de Europa, desde hace décadas se implementan programas de subsidio para las prácticas agropecuarias que producen y mantienen "paisajes culturales", e incluso algunas razas nativas son directamente subsidiadas. Éstas proporcionan productos y servicios que gradualmente crecen en demanda, generando ingresos y fomentando la diversidad de la economía rural. Entre los servicios proporcionados por las razas domésticas se encuentra la atracción de turistas (museos rurales, granjas educativas) y la conservación de ecosistemas rurales con sus formas tradicionales de explotación y los valores culturales, históricos y biológicos asociados con ellos (14, 154, 158). Las razas nativas de algunos países ya son consideradas como patrimonio nacional y son conservadas como tales. En Alemania, por ejemplo, la mayor proporción de la diversidad genética en gallinas se conserva por criadores que lo hacen por gusto. En

Suecia, existen alrededor de 2,500 áreas naturales protegidas de las cuales 600 son utilizadas para el pastoreo de razas nativas. Finlandia ha implementado un amplio programa para la conservación *in situ* de sus razas nativas de bovinos, manteniendo a aquellas en riesgo en refugios rurales del gobierno, y los programas de reproducción y de manutención del banco de germoplasma son llevados a cabo por la institución de investigación en alimentación. En la República de Corea y en Japón, diversas razas de equinos, perros y pollos han sido declarados “tesoros nacionales” y están incluidas en esfuerzos especiales de conservación. En Francia, la conservación *ex situ* de material biológico es organizada a escala nacional y, desde 1999, se estableció un banco nacional de material genético congelado que es voluntariamente aportado por sus propietarios, quienes a su vez participan en programas *in situ* de conservación o de selección. En contraste, México cuenta con acciones de conservación insuficientes y aisladas. Las razas nativas y criollas son mantenidas por los productores locales, o como pequeños hatos en pocas universidades e instituciones de investigación (159).

La corriente ideológica que promueve la producción alimentaria tradicional ha traído a la discusión los costos escondidos de la producción industrial. La eficiencia económica y de sustentabilidad de esta última se ve modificada si se incluyen sus costos ambientales y sociales escondidos: abandono del campo, extinción cultural y de biodiversidad, tratamiento de enfermedades humanas provocadas por el excesivo consumo de productos animales, pérdidas económicas elevadas por contención de enfermedades en poblaciones densas y genéticamente muy similares, programas de conservación *ex situ* e *in situ* de diversidad genética, limpieza ambiental de desechos industriales, quema de combustible por transportación de animales y sus productos, bienestar animal, etc. (14, 152). Por el contrario, la producción agropecuaria tradicional contribuye al bienestar humano y es, por sí misma, protectora de los servicios ambientales, la diversidad cultural y la biológica: genera empleo en las áreas rurales, combatiendo la pobreza y proporcionando seguridad alimentaria; preserva las tradiciones culturales de las comunidades rurales (sistemas de producción artesanal, gastronomía, lenguas); a su vez, los pastores y agricultores poseen el conocimiento ancestral para un manejo de los recursos domésticos que permite su mejora y conservación; finalmente, a diferencia de los sistemas especializados, donde el rendimiento se mide por producto y depende de la explotación de monocultivos o razas, e incluso líneas comerciales únicas, los sistemas tradicionales se caracterizan por su diversificación, la cual incrementa el rendimiento global de las unidades de producción. La diversificación se refiere al enriquecimiento de la base productiva, genética, funcional o de las estrategias conducidas en los sistemas de producción de alimentos. Por ejemplo, ocurre la diversificación a nivel del hogar cuando hay una especialización de sus integrantes en las diferentes actividades productivas; la diversificación de la base genética se da cuando se introducen distintas variedades de la misma especie en un mismo cultivo como estrategia para disminuir el riesgo de pérdidas por infecciones, o en hatos ganaderos de doble propósito, a diferencia de un hato genéticamente homogéneo, especializado en producción lechera tecnificada; igualmente hay diversificación funcional con las especies multiuso (alimento de poblaciones humanas y animales, como el maíz, o productoras de fertilizantes, fuerza de trabajo y alimento, como los bovinos) (8-12, 16, 21, 25, 146, 148, 149).

Sólo en cuanto a los animales se refiere, las razas comerciales son poco productivas en relación con el uso que hacen de los recursos locales, además de que existen en un número peligrosamente reducido. Éste sería el caso de vacas que producen 10,000 litros de leche/año durante pocos años y sólo con una suplementación alimenticia costosa, cuya elaboración requiere de procesos industriales contaminantes (14). En cambio, las razas nativas, además de tener diferentes usos en los sistemas de producción, han desarrollado combinaciones únicas de caracteres adaptativos a su ambiente local: pueden producir y reproducirse con alimentación y cuidados limitados, a menudo son más resistentes a las enfermedades y más longevas, constituyendo un reservorio genético con la capacidad de mantener y aumentar la producción frente a impredecibles condiciones ambientales o de demanda de los mercados locales y globales (13-14, 20, 21, 26, 30, 30b, 37, 158, 159). A largo plazo, el costo económico de mantener a las razas indígenas es poco comparado con los costos del desarrollo biotecnológico; y aún cuando éste puede contribuir a la mejora productiva, no tiene la capacidad de regenerar la biodiversidad que se pierde con la extinción de poblaciones adaptadas a una gran variedad de ambientes de producción (37). Por citar otro ejemplo de su utilidad, está su eficiencia en la producción de energía: los animales de trabajo son particularmente importantes en regiones de difícil acceso donde no ha habido mecanización; se utilizan en lugar de la maquinaria para el arado, el transporte de productos y de gente; adaptados localmente, sus cuidados son mínimos. En todo el mundo y bajo cualquier condición económica, se calcula que 300 millones de animales de todas las especies, realizan un trabajo equivalente a 239×10^6 barriles de petróleo/año, con su respectiva contribución económica (viniendo el 90% de los países en desarrollo) (148).

Un sistema agroecológico sostenible integra holísticamente suelo, agua, plantas, animales, hombre y medio ambiente: sus diversas actividades agrícolas y ganaderas tienden a mejorar o, por lo menos a mantener, los recursos naturales locales de manera que no se disminuya su productividad. A este tipo de producción de alimentos, tanto frescos como procesados, se le conoce hoy en día como agricultura orgánica, biológica o ecológica, pero todos son sinónimos de agricultura tradicional, con las particularidades que la modernización comercial implica. En la producción orgánica no se hace uso de productos de síntesis química (fertilizantes, insecticidas, herbicidas, reguladores de crecimiento, o edulcorantes y conservadores sintéticos en los productos transformados) que puedan contaminar los alimentos o los ecosistemas, y destruir la fertilidad del suelo. Su certificación depende del cumplimiento de normas y procedimientos a nivel nacional e internacional (152, 160). La agricultura orgánica moderna comienza en Europa en 1920 y lucha en sus primeros años frente al grupo de poder del movimiento químico, pero es hasta la década de los 1980's que, con su auge y difusión, ha crecido globalmente (152).

Más que una tecnología de producción, la agricultura orgánica es una estrategia de desarrollo que permite no sólo un mejor manejo y conservación de los recursos naturales locales, sino un mayor valor agregado y una cadena de comercialización más justa, cuyas ventajas podrían resumirse en (152):

- Fomento y retención de mano de obra rural, ofreciendo una fuente de empleo permanente y el aumento de la calidad de vida.

- Esquema socialmente justo y humano, porque trabaja con unidades culturales, estimulando la autogestión, elimina intermediarios y permite el dominio tecnológico social.
- Protección de la salud de trabajadores, consumidores y ambiente, al eliminar los riesgos asociados con el uso de agroquímicos sintéticos.
- Oferta de nuevos productos.
- Aprovechamiento racional de los recursos locales (organismos adaptados localmente, insumos naturales, control mecánico y biológico de plagas y malezas, prácticas de labranza y conservación de suelos que permiten un alto reciclaje de los materiales empleados sin presentar residualidad tóxica, tanto en los productos obtenidos, como en el almacén, embalaje, envase y etiquetado), reduciendo al mínimo la dependencia externa y la quema de combustibles fósiles.
- Mantenimiento de la diversidad genética del sistema agrícola y su entorno, incluyendo plantas y animales silvestres.

Como consecuencia de un mayor conocimiento de la relación entre una buena dieta y la salud, y una mayor importancia concedida a la inocuidad de los alimentos, así como a las tecnologías que los producen y procesan, la demanda de alimentos orgánicos aumenta cada año (aproximadamente en un 20%), concentrándose principalmente en países desarrollados. En los países en desarrollo se fomenta la producción de orgánicos para su exportación, aprovechando el poder adquisitivo de los primeros. México no es ajeno a esta tendencia y, aunque todavía la agricultura orgánica es el subsector agrícola más pequeño, es el más dinámico a nivel nacional, pues en plena crisis económica ha duplicado su superficie en los últimos años; también es importante mencionar que una parte importante de la demanda de los Estados Unidos la cubre nuestro país (152).

Actualmente la agricultura orgánica ocupa una superficie de casi 308,000ha con 80,000 productores incorporados, de los cuales la gran mayoría corresponde a pequeños productores (más del 90%, aproximadamente con el 53% de indígenas) (160), distribuidos en 262 zonas de producción de 28 estados de la República Mexicana (152). Sin embargo, es importante fomentar aún más el desarrollo de esta forma producción, particularmente en la ganadería, aumentar el número de productos e impulsar el procesamiento local de ellos, pues las normas proteccionistas de los países importadores implican que la mayoría de los productos sean exportados como materias primas, añadiéndoseles gran parte de su valor agregado fuera de México y reduciendo los ingresos de los productores (152).

La situación del mercado orgánico de exportación es la misma para otros sectores agropecuarios nacionales. Particularmente, en la producción de ganado bovino se observa una tendencia creciente a la exportación de animales jóvenes hacia los Estados Unidos, cuya finalización se realiza principalmente en los estados fronterizos. Según datos del Banco de México, la contribución del ganado bovino al PIB (Producto Interno Bruto) agropecuario representa una de las actividades principales, aportando a la producción nacional de carne y productos lácteos, pero principalmente exportando becerros y vaquillas en pie. Por la superficie nacional que ocupa (más del 60%, dedicado a áreas de pastoreo o a la producción de forrajes), su ritmo de crecimiento y su rentabilidad económica, la ganadería es la práctica productiva primaria más

importante del país. La carne de bovino aporta el 39% de la oferta cárnica nacional, seguida de la de pollo, con un 35%, la de cerdo, con un 23%, y otras (ovino, caprino y guajolote) que suman el 3% restante (161-163).

Nuestra explotación bovina es predominantemente de tipo extensivo, con poca tecnología y control sanitario pobre. A pesar de que más de la mitad de las unidades de producción son ejidales, es realizada fundamentalmente por el sector privado, al que pertenecen aproximadamente el 30% de las unidades de producción y el 50% de las cabezas de ganado. Los volúmenes de carne fresca o refrigerada que nuestro país exporta son irrelevantes, mientras que su importación se ha incrementado en más del 50% en las dos últimas décadas, mostrando una tasa de crecimiento del 11% anual. En los periodos de 1990-2000 y de 2000-2005 la tasa media de crecimiento anual de carne bovina ha mostrado una disminución consistente (2.4% y 1.8%, respectivamente). Para el 2005, México era el quinto importador mundial de carne bovina (6%). En cuanto a la producción lechera, las unidades productoras de insumos externos altos cuentan con alrededor del 17% del hato nacional y suministran el 50% de la producción; los sistemas con insumos externos intermedios constituyen el 15% del hato y producen el 21% de la leche; finalmente, el 68% se mantiene en sistemas con insumos externos bajos (doble propósito), produciendo el 29% restante. México ha mostrado incrementos en algunas exportaciones de derivados lácteos, como yogurt y quesos, principalmente hacia Centroamérica; sin embargo, desde hace más de una década, la importación de productos lácteos ha ido en aumento, convirtiéndose en uno de los más grandes compradores mundiales, con un consumo del 8% de la producción de leche en polvo y el 20.8 % de la leche fluida globales (161-164).

Estas cifras muestran que la demanda bovina nacional no ha sido satisfecha, siendo necesario fortalecer su producción. Entre los factores responsables de este comportamiento se pueden mencionar: la contracción de las exportaciones debido a la sobreproducción estadounidense, que modificó las condiciones de mercado y el desplome de los precios del ganado en pie; aumento en la demanda nacional de carne, siendo el origen de casi todas las importaciones los Estados Unidos; limitantes para los productores nacionales en la integración a la cadena productiva, principalmente bajas ganancias; deterioro productivo y tecnológico, debido a condiciones climáticas (sequías principalmente) y la falta de inversión tanto pública como privada, así como la disminución del hato nacional (161-164). De manera paralela a nuestra dependencia alimentaria, se presenta el tema de la degradación de los recursos naturales nacionales: actualmente, la tasa de deforestación (600,000 ha/año) y la contaminación y erosión de suelos por agroquímicos, pérdida de materia orgánica debido al monocultivo y el sobrepastoreo, ya han alcanzado al 80% del territorio nacional (152).

La ganadería en nuestro país ha sido dependiente, por muchos años ya, de insumos y tecnología externos a la localidad, a la región y al país. Para lograr resultados en la reducción de la pobreza y en la autosuficiencia alimentaria, la inversión nacional y la ayuda externa deben concentrarse en las zonas rurales, donde vive la mayoría de la población pobre, que además produce una parte importante de los alimentos. El crecimiento ordenado y estratégico del agro mexicano requiere de una base científica congruente con nuestros recursos, idiosincrasia y necesidades, acompañada asimismo de la educación ambiental de todos los sectores involucrados (160, 165). Mediante la investigación, es posible hacer una

clara delimitación de las regiones con potencial de crecimiento, y en éstas, hacer la inversión tanto en infraestructura, como en la capacitación, asistencia técnica y financiera de los productores, promover su organización social, fomentar una producción basada en la diversificación de los recursos, y la conexión entre pequeños, medianos y grandes productores (8, 11, 166).

Existe una variedad de ejemplos de que el impulso de una producción ganadera diversificada u orgánica tiene buenos resultados en nuestro país. En Michoacán, por ejemplo, se han implementado programas para la producción de carne porcina en los traspatios familiares, aprovechándose los residuos de cosechas (aguacates) para el alimento de los animales; en Yucatán, los esfuerzos se hacen para la reproducción del cerdo Pelón mexicano; y en Chiapas, para los ovinos Criollos (167-171). En cuanto a la ganadería bovina, en zonas costeras de Colima ya se ha puesto en práctica el aprovechamiento de los recursos vegetales nativos, incorporando la vegetación arbórea, así como especies leguminosas y no leguminosas en los sistemas ganaderos. Los productores han implementado el uso de cercas vivas, el pastoreo en plantaciones forestales, la siembra de árboles en potreros, en cuya asociación crecen pastos nativos o naturalizados, y el manejo de bancos de proteína. En este tipo de ganadería destacan las características de tipo nutricional para los animales, tanto del follaje como de los frutos, así como las ventajas de los sistemas silvopastoriles como la producción de leche y carne bovinas, ovino de pelo, además de fruta y madera a partir del cocotero (165).

Los quesos mexicanos (al menos 28 tipos), elaborados en su mayoría de manera artesanal y con leche bronca, constituyen otro ejemplo de producción en sistemas diversificados. Las lecherías y queserías tradicionales han sobrevivido al “sistema tecnológico ganadero industrial” o “modelo Holstein” (producción intensiva de leche, del nombre de esa raza de bovino) explotando todavía vacas Criollas o sus cruces sin la instrumentación de paquetes tecnológicos. Esto es de gran mérito, no sólo porque estas producciones son de tipo campesino, con pocas cabezas (menos de 20), sin subsidios o apoyos económicos gubernamentales ni tecnología, sino porque alimentan a sus animales sólo con el maíz y forrajes obtenidos de sus tierras, compitiendo con las producciones de gran escala que poseen mayor superficie, infraestructura y alimentan al ganado con insumos externos. Éste es el caso de algunas ganaderías en el estado de Tlaxcala, donde con una producción lechera de 29l/día, proveniente de un promedio de 6 vacas (4 adultas/explotación), la mano de obra familiar de cada unidad productora se reproduce vendiendo la leche a queserías regionales o produciendo ellos mismos los quesos. El aprovechamiento económico de la leche debe hacerse en forma de queso, ya que sin el equipo para su pasteurización, refrigeración y transporte, ésta tiene una vida de seis horas. Las queserías se adosan al hogar y cuentan con una infraestructura básica (parrilla, botes para calentar la leche, moldes, prensa, cuajo y sal), generando el autoempleo de personas que sólo pueden hacerlo durante medio tiempo (amas de casa que además trabajan en el hogar y adultos de la tercera edad, quienes no encontrarían otra actividad remunerada). En la mitad de estas unidades ya se usa inseminación artificial, pero sólo el 30% lo ha hecho por más de 5 años (172). Las ganaderías campesinas o de subsistencia del norte del Estado de México han sobrevivido de manera similar, como proveedoras de la leche producida por 3-20 vacas (pero el 80% posee 3-8) a queseros de la zona como ingreso fundamental (173). Los quesos mexicanos artesanales compiten tanto nacional como internacionalmente con los

denominados quesos análogos, hechos a base de grasas o proteínas no lácteas, y con los quesos industriales, elaborados con leche pasteurizada, ambos de menor costo pero que cumplen con estándares que garantizan su inocuidad. Los productores y consumidores de queso tenemos muchas veces un concepto de calidad que no necesariamente concuerda con los estándares internacionales, creando un nicho en el mercado que permite la permanencia de estos productos. Tanto por su composición como por su elaboración artesanal, los quesos regionales presentan propiedades organolépticas que forman parte de nuestra cultura gastronómica, y que si se fomenta su producción bajo las normas de higiene requeridas, tendrían un gran potencial de comercialización exterior y se preservarían nacionalmente (158, 172). El modelo a seguir sería el Queso Cotija, que ha obtenido la certificación de calidad, una marca colectiva por parte del Instituto Mexicano de la Propiedad Industrial y su *denominación de origen* (denominación geográfica). Este queso es producido en la región de Cotija de la Paz, Michoacán, que incluye los municipios jaliscienses de Sta. María Jilotlán y Quitupan, y los michoacanos de Tocumbo, Los Reyes y las rancherías cercanas a Cotija (en la cabecera municipal no se produce). El Queso Cotija fue reconocido entre 500 participantes como el Mejor Queso Extranjero del Año (2006) en el campeonato mundial de ese derivado de la leche en Cremona, Italia; se caracteriza por ser elaborado con leche de vacas Criollas con ciertos aportes de Holstein (alimentadas a base de pastoreo), un sabor, textura y aromas propios, ligeramente más salado que los quesos frescos y con al menos tres meses de añejamiento, su corteza gruesa, y un peso mayor a 20 kg. Gracias al esfuerzo realizado por las 300 familias productoras y a la Mtra. Patricia Chombo, investigadora del Centro de Investigación y Asistencia en Tecnología y Diseño del Estado de Jalisco (CIATEJ), se ha logrado que, con una mínima organización, se mejorara la calidad del producto y sus ventas se proyectasen a un mercado más amplio. Con la capacitación impartida a los productores en el manejo del ganado, su ordeña y la maduración del queso con prácticas sanitarias, además de la organización a nivel comercial, se llegan a producir hasta 500 ton/año de queso en la zona (166, 174).

En lo referente a la ganadería orgánica, sólo abarca alrededor del 5% (unas 15,000 ha) de la superficie nacional destinada a ese tipo de producción, con el 60% de ésta para carne bovina (principalmente en el trópico mexicano). Estos números son ínfimos si se considera el gran potencial que existe (91.82 millones de ha utilizadas sólo para el pastoreo de rumiantes). Las poblaciones de bovinos Criollos se localizan principalmente en el trópico seco y en el subtrópico, en regiones marginadas donde los animales no son sujetos a tratamiento químico alguno (fármacos, hormonas, vacunas, etc.) debido a las circunstancias socioeconómicas de sus propietarios y, por lo mismo, se alimentan de manera extensiva en terrenos no fertilizados. Bajo estas condiciones, los bovinos Criollos son un recurso con potencial para su explotación de tipo orgánica (160). Con la importancia que tiene la ganadería bovina en el país, y tomando en cuenta la degradación de nuestros recursos naturales, tiene sentido invertir en investigaciones que conduzcan al rescate de estas razas y que al mismo tiempo tengan un impacto positivo en el desarrollo económico y el medio ambiente nacionales.

9. Bibliografía

1. Tudela de la Orden J. 1993. Historia de la ganadería hispanoamericana (Capítulos1-4). Ediciones de Cultura Hispánica, Madrid. 230 Pp.
2. Saucedo P. 1984. Historia de la ganadería en México (Capítulos 1 y 4). Coordinación de la Investigación Científica, Programa Universitario de Alimentos, UNAM.
3. Guevara S y Lira-Noriega A. 2006. De los pastos de la selva a la selva de los pastos: la introducción de la ganadería en México. Revista Pastos. 34(2): 109-150.
4. Primo AT. 1992. The Iberic cattle in the Americas: 500 years later. Archivos de Zootecnia. 41 (extra): 421-432.
5. Beteta M. Capítulo 1. Las razas autóctonas españolas y su participación en los bovinos Criollos Iberoamericanos. En: Utilización de razas y tipos bovinos creados y desarrollados en Latinoamérica y el Caribe. Págs.: 1-12. Publicación (Genética) de la Asociación Latinoamericana de Producción Animal. www.alpa.org.ve
6. Rodero A, Delgado JV, Rodero E. 1992. Primitive Andalusian livestock and their implications in the discovery of America. Archivos de Zootecnia. (extra): 383-400.
7. Fernández CA y Barba C. 2005. Paralelismo entre las razas criollas americanas y las razas autóctonas españolas. Archivos de Zootecnia. 54: 135-139.
8. Otte J y Reyes E. El papel de la ganadería en la reducción de la pobreza. En: Sistemas pecuarios diversificados para el alivio de la pobreza rural en América Latina. Conferencias 2003 con motivo del 30 aniversario del CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza)/Leadership for Environment and Development (LEAD-México)/FAO. <http://virtualcentre.org/es/ele/conferencia4/programa.htm>
9. Mora-Delgado J e Ibrahim M. Diversificación de fincas pecuarias: estrategia de vida para aliviar la pobreza rural. En: Sistemas pecuarios diversificados para el alivio de la pobreza rural en América Latina. Conferencias 2003 con motivo del 30 aniversario del CATIE. (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza)/Leadership for Environment and Development (LEAD-México)/FAO. <http://virtualcentre.org/es/ele/conferencia4/programa.htm>
10. Corrales E. El papel de los animales domésticos en la seguridad alimentaria rural. En: Sistemas pecuarios diversificados para el alivio de la pobreza rural en America Latina. Conferencias 2003 con motivo del 30 aniversario del CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza)/Leadership for Environment and Development (LEAD-México)/FAO. <http://virtualcentre.org/es/ele/conferencia4/programa.htm>
11. Jiménez G, Soto L, Márquez C. Ganadería en zonas indígenas del sur de México: un reto para el desarrollo. En: Sistemas pecuarios diversificados para el alivio de la pobreza rural en America Latina. Conferencias 2003 con motivo

del 30 aniversario del CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza)/Leadership for Environment and Development (LEAD-México)/FAO. <http://virtualcentre.org/es/ele/conferencia4/programa.htm>

12. Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social (CIESAS). Perfiles indígenas de México. <http://pacificosur.ciesas.edu.mx>

13. FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). 2005. La diversidad de los animales de granja: olvidada y en peligro. Roma, Italia.

13b. FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). 2000. Lista Mundial de vigilancia para la diversidad de los animales domésticos. Tercera edición.

13c. FAO Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). 2007. The state of the world's animal genetic resources for food and agriculture. Rome, Italy.

14. Gura S. 2007. Livestock Genetic Companies. Concentration and proprietary strategies of an emerging power in the global food economy. League for Pastoral Peoples and Endogenous Livestock Development. Ober-Ramstadt, Germany.

15. Hoffmann I y Scherf B. Animal genetic resources-time to worry? En: Livestock Report 2006. FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). Roma, Italia.

16. Barragán E y Linck T. 1993. Producción y sociedades rancheras en el occidente de Mexico. En: Navarro G. Hermilio, Jean-Philippe Colin y Pierre Mileville (editores). Págs.: 165-172. Sistemas de producción y desarrollo agrícola. CONACYT-ORSTOM (Francia)-Colegio de Posgraduados. Editorial Colegio de Posgraduados, Mexico. 494 págs.

17. Suárez-Domínguez H, López-Tirado Q. La ganadería bovina productora de carne en México. Situación Actual. Universidad Autónoma Chapingo, México. <http://agrinet.tamu.edu/trade/papers/hermilo.pdf>. Consultado el 20 de diciembre del 2007.

18. Ulloa R. 2001. Estimación de la heterogeneidad genética en poblaciones de bovinos Criollos Mexicanos utilizando marcadores moleculares. Tesis de Doctorado. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. UNAM.

18b. Ulloa R, Gayoso A, Ramos M, *et al.* 2008. Genetic analysis of Mexican Criollo cattle populations. Journal of Animal Breeding and Genetics. 125:1-10.

19. Villavicencio JL, Perez JC, Montañó A, *et al.* 2003. Programa para la identificación, caracterización y comercialización del Ganado Bovino Criollo de Baja California Sur. Caracterización de poblaciones y sistema de producción. Universidad Autónoma de Baja California Sur.

20. Giovambattista G, Ripoli MV, Peral-García P, *et al.* 2001. Indigenous domestic breeds as reservoirs of genetic diversity: the Argentinian Creole cattle. Animal genetics. 32: 240-247.

21. Anzola HJ. 2005. Conservación y utilización de las razas bovinas criollas y colombianas para el desarrollo rural sostenible. Archivos de Zootecnia. 54: 141-144.
22. Martínez-Velázquez G. 2005. El ganado bovino Criollo en Nayarit: ubicación y población estimada. Sitio Experimental "El Verdineño". CIRPAC- INIFAP. Folleto Técnico Número 1. Nayarit, México.
23. SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación), México. 2002. Informe sobre la Situación de los Recursos Genéticos Pecuarios de México. Revista Claridades Agropecuarias. Noviembre. Págs: 4-39.
24. SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación), México. 2001. Importancia de los recursos genéticos pecuarios en la producción animal. Revista Claridades Agropecuarias. Marzo. Págs: 3-26.
25. Bautista JA. 2006. Diseño de una estrategia de transferencia de tecnología en la ganadería campesina de la región Mixe (Ayuuk) en Oaxaca, México. Revista Ra Ximhai de la Universidad Autónoma Indígena de México. 2(2): 419-433.
26. Tewolde A. Capítulo 2. Los Criollos bovinos y los sistemas de producción animal en los trópicos de América Latina. En: Utilización de razas y tipos bovinos creados y desarrollados en Latinoamérica y el Caribe. Págs.: 13-19. Publicación (Genética) de la Asociación Latinoamericana de Producción Animal. <http://www.alpa.org.ve>
27. Méndez M, Serrano J, Ávila R, *et al.* 2002. Caracterización morfométrica del bovino Criollo Mixteco. Archivos de Zootecnia. 51: 217-221.
28. Serrano J, Montes R, Aguilar B, *et al.* 2004. Valores hematológicos de bovinos Criollos de la región Mixteca (México). Veterinaria (Montevideo). 39(155-156): 43-46.
29. Russell N, Rios J, Erosa G, *et al.* 2000. Genetic differentiation among geographically isolated populations of Criollo cattle and their divergence from other *Bos taurus* breeds. Journal of Animal Science. 78: 2314-2322.
30. Sierra AC, Hernández JS, Barba CJ. 1998. Razas autóctonas de la Mixteca Oaxaqueña de México. Archivos de Zootecnia. 47: 517-521.
- 30b. Sierra AC. 1998. La conservación de los recursos genéticos animales en México. Archivos de Zootecnia. 47: 149-152.
31. DAD-IS (Domestic Animal diversity Information System), FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations/ Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). <http://dad.fao.org/>

32. NACA (North American Corriente Association). News from New Mexico State University: Researchers believe ancient Criollo cattle offer new options in semiarid lands. <http://www.corrientecattle.org>. Consultado el 20 de enero del 2008.
- 32b. Roacho-Estrada JO. 2005. Comportamiento de pastoreo del ganado Criollo y de carne bajo condiciones extensivas. Tesis de Maestría en Producción Animal. Universidad Autónoma de Chihuahua.
- 32c. NACA (North American Corriente Association). 1996, 2005. Judging Guidelines for Corriente cattle. <http://www.corrientecattle.org>. Consultado el 20 de enero del 2008.
33. INEGI (Instituto Nacional de Información Estadística, Geografía e Informática). 2005. Censos Nacionales: Censo agropecuario: Catálogo de especies y productos agropecuarios, forestales y pesqueros. Recurso electrónico: <http://www.inegi.gob.mx/>
34. Sponenberg DP y Christman CJ. 1995. Chapter 1. The Breed Concept: What is a "Breed"? En: Rare Breeds: A Conservation Breeding Handbook. The American Livestock Breeds Conservancy (ALBC). Pittsboro, North Carolina, USA. 136 pp.
35. Rodero E y Herrera M. 2000. El concepto de raza. Un enfoque epistemológico. Archivos de Zootecnia. 49: 5-16.
36. Julio-Sastre H. 2003. Descripción, situación actual y estrategias de conservación de la raza bovina colombiana criolla Casanare. Tesis de Doctorado. Universidad de Córdoba, España.
37. Segura-Correa JC y Montes-Pérez RC. 2001. Razones y estrategias para la conservación de los recursos genéticos animales. Revista Biomédica. 12: 196-206.
38. Taberlet P, Valentini A, Rezaei HR, *et al.* 2008. Are cattle, sheep, and goats endangered species?. Molecular Ecology. 17: 275–284.
39. Naves M, Laloe D, Goudarzi K, *et al.* 2005. Relaciones genéticas entre el bovino Criollo de Guadalupe y otras razas por marcadores bioquímicos. Archivos de Zootecnia. 54: 385-394.
40. Olson TA, Lucena C, Chase CC Jr., *et al.* 2003. Evidence of a major gene influencing hair length and heat tolerance in *Bos taurus* cattle. Journal of Animal Science. 81: 80-90.
41. Martínez R, Toro R, Montoya F, *et al.* 2005. Caracterización del locus BOLA-DRB3 en ganado Criollo Colombiano y asociación con resistencia a enfermedades. Archivos de Zootecnia. 206-207: 349-356.
42. Kelly L, Nicolini P, D'Angelo M, *et al.* 2003. Polimorfismo del gen DRB3.2 en bovinos Criollos del Uruguay. Archivos de Zootecnia. 52: 77-80.

43. Martínez RD, Fernández EN, Bróccoli AM, *et al.* 2005. Variabilidad genética en el ganado bovino Criollo Argentino patagónico. *Archivos de Zootecnia*. 54: 415-421.
44. Golijow CD, Giovambattista G, Rípoli MV, *et al.* 1999. Genetic variability and population structure in loci related to milk production traits in native Argentine Creole and commercial Argentine Holstein cattle. *Genetics and Molecular Biology*. 22(3): 395-398.
45. Martínez RD, Fernández EN, Género ER, *et al.* 2000. El ganado bovino Criollo en Argentina. *Archivos de Zootecnia*. 49: 353-361.
46. Lirón JP, Peral-García P, Giovambattista G. 2006. Genetic characterization of Argentine and Bolivian Creole cattle breeds assessed through microsatellites. *Journal of Heredity*. 97(4): 331–339.
47. Lirón JP, Ripoli MV, De Luca JC, *et al.* 2002. Analysis of genetic diversity and population structure in Argentine and Bolivian creole Cattle using five loci related to milk production. *Genetics and Molecular Biology*. 25(4): 413-419.
48. Armstrong E, Postiglioni A, Martínez A, *et al.* 2006. Microsatellite analysis of a sample of Uruguayan Creole bulls (*Bos taurus*). *Genetics and Molecular Biology*. 29(2): 267-272.
49. Martínez G, Montaña M, Palacios JA. En prensa. Productividad hasta el destete de vacas Criollo, Guzerat y sus cruza recíprocas. En preparación. Sitio Experimental "El Verdineño", Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Edificio SAGARPA Av. Insurgentes # 1050 Ote. Col. Menchaca Tepic, Nayarit, México CP 63150. Teléfono y fax (323) 23 47800. Correspondencia y solicitud de separatas al primer autor. (martinez.guillermo@inifap.gob.mx, gmv1us@yahoo.com)
50. Nava-Rojo J. 2006. Composición de leche de vacas Criollo, Guzerat y sus cruza recíprocas y su relación con el crecimiento de las crías. Tesis de Maestría en Ciencias de la Producción y de la Salud Animal. Facultad de estudios Superiores Cuatitlán, UNAM. Unidad de Posgrado Ajuchitlán, Querétaro.
51. Martínez G, Montaña M, Palacios JA. 2006. Efectos genéticos directos, maternos y heterosis individual para tasas de estro, gestación, parición y destete de vacas Criollo, Guzerat y sus cruza F1. *Técnica Pecuaria México*. 44(2):143-154.
52. Martínez G, Bustamante JJ, Palacios JA. 2006. Efectos raciales y heterosis materna Criollo-Guzerat para crecimiento posdestete y características de la canal. *Técnica Pecuaria México*. 44(1):107-118.
53. Duarte-Ortuño A, Tewolde A, García de León FJ. Frecuencias alélicas y genotípicas del locus D21S6 en Ganado Criollo Mexicano. aduarte@fmvz.uat.mx

54. Félix P, Ríos JG, Erosa de la Vega GE, *et al.* 2006. Secuenciación de nuevos alelos BoLA-DRB3.2 detectados en ganado Criollo Mexicano. *Técnica Pecuaria en México*. 44(1): 15-25.
55. Martínez-Tinajero JJ, Aguirre-Medina JF, Martínez-Priego G, *et al.* 2006. Comportamiento productivo y reproductivo de tres genotipos bovinos en la región del Soconusco, Chiapas, México. *Zootecnia Tropical*. 24(2): 109-120.
56. Espinoza-Villavicencio JL. 2004. Estudio zoométrico en el ganado bovino Criollo de Baja California Sur. *Memorias del XXVIII Congreso Nacional de Buiatría*.
57. Hansen PJ. 2004. Physiological and cellular adaptations of zebu cattle to thermal stress. *Animal Reproduction Science*. 82-83: 349-360.
58. Hernández-Cerón J, Chase JJ Jr., Hansen P. 2004. Differences in heat tolerance between preimplantation embryos from Brahman, Romosinuano and Angus breeds. *Journal of Dairy Science*. 87: 53-58.
59. Hammond AC, Olson TA, Chase CC Jr., *et al.* 1996. Heat tolerance in two tropically adapted *Bos taurus* breeds, Senepol and Romosinuano, compared with Brahman, Angus, and Hereford Cattle in Florida. *Journal of Animal Science*. 74: 295–303.
60. Bañuelos R, Sánchez S. 2005. La proteína de estrés calórico Hsp70 funciona como un indicador de adaptación de los bovinos a las zonas áridas. *Revista Electrónica de Veterinaria (REDVET)*. 6(3):1-18. <http://www.veterinaria.org/revistas/redvet/n030305.html>
61. De Alba J. 1997. Polimorfismo en caseína y la calidad de la leche en ganados criollos lecheros. En: Utilización de razas y tipos bovinos creados y desarrollados en Latinoamérica y el Caribe. *Latin-American Arch. Anim. Prod.* 5 (4). Suppl. 2: 21-26.
62. Sánchez LR, Hernández G, Carranza MA, *et al.* 2002. Estructura arbórea del bosque tropical caducifolio usado para la ganadería extensiva en el norte de la sierra de Manatlán, México. *Antagonismo de usos. Polibotánica*. Junio. No. 13: 25-46.
63. Larson G, Albarella U, Rowley-Conway P, *et al.* 2007. Ancient DNA, pig domestication and the spread of the Neolithic into Europe. *PNAS*. 104(39): 15276-15281.
64. Rajabi-Maham H, Orth A, Bonhomme F. 2008. Phylogeography and postglacial expansion of *Mus musculus domesticus* inferred from mitochondrial DNA coalescent, from Iran to Europe. *Molecular Ecology*. 17(2): 627-641.
65. Zilhão J. 2001. Radiocarbon evidence for maritime pioneer colonization at the origins of farming in west Mediterranean Europe. *PNAS*. 98(24): 14180-14185.

66. Baig M, Beja-Pereira A, Mohammad R, *et al.* 2005. Phylogeography and the origin of Indian domestic cattle. *Current Science*. 89(1):38-40.
67. Zeder M, Emshwiller E, Smith BD, Bradley DG. 2006. Documenting domestication: the intersection of genetics and archaeology. *Trends in Genetics*. 22(3): 139-155.
68. Bruford MW, Bradley DG, Luikart G. 2003. DNA markers reveal the complexity of livestock domestication. *Nature Reviews Genetics*. 4: 900-910.
69. Chikhi L, Nichols RA, Barbujani G, *et al.* 2002. Y genetic data support the Neolithic demic diffusion model. 99(17): 11008-11013.
70. Jann OC, Ibeagha-Awemu EM, Özbeyaz C, *et al.* 2004. Geographic distribution of haplotype diversity at the bovine casein locus. *Genet. Sel. Evol.* 36: 243-257.
71. Ibeagha-Awemu EM, Jann OC, Weimann C. 2004. Genetic diversity, introgression and relationships among West/Central African cattle breeds. *Genet. Sel. Evol.* 36: 673-690.
72. Pinhasi R, Fort J, Ammerman AJ. 2005. Tracing the origin and spread of agriculture in Europe. *PLoS Biol.* 3(12) e410: 2221-2228.
73. Pellecchia M, Negrini R, Colli L, *et al.* 2007. The mystery of Etruscan origins: novel clues from *Bos taurus* mitochondrial DNA. *Proc. R. Soc. B.* 274: 1175-1179.
74. Anderung C, Bouwman A, Persson P, *et al.* 2005. Prehistoric contacts over the Straits of Gibraltar indicated by genetic analysis of Iberian Bronze age cattle. *PNAS.* 102(24): 8431-8435.
75. Cymbron T, Freeman AR, Malheiro MA, *et al.* 2005. Microsatellite diversity suggests different histories for Mediterranean and Northern European cattle populations. *Proc. Roy. Soc. B.* 272: 1837-1843.
76. Dobney K y Larson G. 2006. Genetics and animal domestication: new windows of an elusive process. *Journal of Zoology.* 269: 261-271.
77. Bradley DG, Loftus RT, Cunningham P, *et al.* 1998. Genetics and domestic cattle origins. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews.* 6(3):79-86.
78. Baker CM y Manwell C. 1980. Chemical classification of cattle 1. Breed groups. *Anim. Blood Groups Biochem. Genet.* 11(3): 127-50.
79. MacHugh DE, Shriver MD, Loftus RT *et al.* 1997. Microsatellite DNA variation and the evolution, domestication and phylogeography of taurine and zebu cattle (*Bos taurus* and *Bos indicus*). *Genetics.* 146: 1071-1086.

80. Loftus RT, Ertugrul O, Harba AH, *et al.* 1999. A microsatellite survey of cattle from a centre of origin: the Near East. *Molecular Ecology*. 8: 2015-2022.
81. Hanotte O, Bradley DG, Ochieng JW, *et al.* 2002. African pastoralism: genetics imprints of origins and migrations. *Science*. 296: 337-339.
82. Kumar P, Freeman AR, Loftus RT, *et al.* 2003. Admixture analysis of South Asian cattle. *Heredity*. 91: 43-50.
83. Hanotte O, Tawah CL, Bradley DG, *et al.* 2000. Geographic distribution and frequency of a taurine *Bos taurus* and indicine *Bos indicus* Y specific allele amongst sub-Saharan African cattle breeds.
84. Beja-Pereira A, Erhardt G, Matos C, *et al.* 2002. Evidence for a geographical cline of casein haplotypes in Portuguese cattle breeds. *Animal Genetics*. 33: 295-300.
85. Beja-Pereira A, Alexandrino P, Bessa I, *et al.* 2003. Genetic characterization of Southwestern European bovine breeds: a historical and biogeographical reassessment with a set of 16 microsatellites. *Journal of Heredity*. 94(3): 243-250.
86. Cymbron T, Loftus RT, Malheiro MI, *et al.* 1999. Mitochondrial sequence variation suggests an African influence in Portuguese cattle. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 266: 597-603.
87. Beja-Pereira A, Caramelli D, Lalueza-Fox C, *et al.* 2006. The origin of European cattle: evidence from modern and ancient DNA. *PNAS*. 103(21): 8113-8118.
88. Anderson S, De Bruijn MHL, Coulson AR, *et al.* 1982. Complete sequence of bovine mitochondrial DNA, conserved features of the mitochondrial genome. *J. Molecular Biology*. 156: 683 -717.
89. Ballard W y Whitlock MC. 2004. The incomplete natural history of mitochondria. *Molecular Ecology*. 13: 729-744.
90. Pereira SL. 2000. Mitochondrial genome organization and vertebrate phylogenetics. *Genetics and Molecular Biology*. 23(4): 745-752.
91. Vázquez E. Capítulo 14. Filogeografía y vertebrados. En: Eguiarte L, Souza V, Aguirre X (compiladores). 2007. *Ecología Molecular*. SEMARNAT/INE/UNAM/CONABIO. México, D.F. 592p.
92. Loftus RT, MacHugh DE, Bradley DG, *et al.* 1994. Evidence for two independent domestications of cattle. *PNAS USA*. 91:2757-2761.
93. Bradley DG, MacHugh DE, Cunningham P, *et al.* 1996. Mitochondrial diversity and the origins of African and European cattle. *PNAS USA*. 93: 5131-5135.

94. Troy CS, MacHugh DE, Bailey JF, *et al.* 2001. Genetic evidence for Near-Eastern origins of European cattle. *Nature*. 40: 1088-1091.
95. Mannen H, Tsuji S, Loftus RT, Bradley DG. 1998. Mitochondrial DNA variation and evolution of Japanese Black cattle (*Bos taurus*). *Genetics*. 150: 1169-1175.
96. Kim KI, Lee JH, Lee SS, Yang YH. 2003. Phylogenetic relationship of northeast Asian cattle to other cattle populations determined using mitochondrial DNA D-loop sequence polymorphism. *Biochemical Genetics*. 41(3/4): 91-98.
97. Mannen H, Kohno M, Nagata Y, *et al.* 2004. Independent mitochondrial origin and historical genetic differentiation in North Eastern Asian cattle. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 32: 539-544.
98. Lai SJ, Liu YP, Liu YX *et al.* 2006. Genetic diversity and origin of Chinese cattle revealed by mtDNA D-loop sequence variation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 38: 146-154.
99. Edwards CJ, MacHugh DE, Dobney KM, *et al.* 2004. Ancient DNA analysis of 101 cattle remains: limits and prospects. *J. of Archaeological Science*. 31: 695-710.
100. Edwards CJ, Bollognino R, Scheu A, *et al.* 2007. Mitochondrial DNA analysis shows a Near eastern Neolithic origin for domestic cattle and no indication of domestication of European aurochs. *Proc. R. Soc. B*. 274: 1377-1385.
101. Bailey JF, Richards MB, Macaulay VA, *et al.* 1996. Ancient DNA suggests a recent expansion of European cattle from a diverse wild progenitor species. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 263: 1467-1473.
102. van Vuure T. 2002. History, morphology and ecology of the Aurochs (*Bos taurus primigenius*). *Lutra*. 45(1):1-16.
103. Miretti MM, Dunner S, Naves M, *et al.* 2004. Predominant African -derived mtDNA in Caribbean and Brazilian creole cattle is also found in Spanish cattle. *J. Heredity*. 95(5): 450 -453.
104. Magee DA, Meghen C, Harrison S, *et al.* 2002. A partial African ancestry for the creole cattle populations of the Caribbean. *J. Heredity*. 93(6): 429-432.
105. Miretti MM, Pereira HA Jr., Poli MA, *et al.* 2002. African-derived mitochondria in South American native cattle breeds (*Bos taurus*): evidence of a new taurine mitochondrial lineage. *J. Heredity*. 93(5): 323 -330.
106. Mirol PM, Giovambattista G, Lirón JP, *et al.* 2003. African and European mitochondrial haplotypes in South American creole cattle. *Heredity*. 91: 248-254.
107. Carvajal-Carmona LG, Bermudez N, Olivera-Angel M, *et al.* 2003. Abundant mtDNA diversity and ancestral admixture in Colombian Criollo cattle (*Bos taurus*). *Genetics*. 165: 1457-1463.

108. Lirón JP, Bravi CM, Mirol PM, *et al.* 2006. African matrilineages in American Creole Cattle: evidence of two independent continental sources. *Animal Genetics*. 37(4): 379-382.
109. Miller SA, Dykes D, Polesky HF. 1989. A simple procedure for extracting DNA from human nucleated cells. *Nucleic Acids Research*. 16:1216.
110. Primer Designer v. 1.02 (Scientific and Educational Software, 1990).
111. CHROMAS v.1.62 (Technelyium pty, Queensland, Australia).
112. Kumar S, Tamura K, Nei M. 2004. MEGA3: Integrated software for Molecular Evolutionary Genetics Analysis and sequence alignment. *Briefings in Bioinformatics* 5:150 -163.
113. NCBI (National Center for Biotechnology Information). <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank/>
- 113b. Sanders H. 1968. Marine Benthic Diversity: A Comparative Study. *The American Naturalist*. 102(925): 243-282.
114. Bandelt HJ, *et al.* 1995. Mitochondrial portraits of human populations using median networks. *Genetics*. 141: 743-753.
115. Network v. 4.5.0.0. Fluxus Technology Ltd. 2004-2007. <http://www.fluxus-technology.com/>
116. Rozas J, Sánchez-del Barrio JC, Messeguer X, *et al.* 2003. DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods. *Bioinformatics* 19: 2496-2497.
- 116b. Harpending HC. 1994. Signature of ancient population growth in a low-resolution mitochondrial DNA mismatch distribution. *Human Biology*. 66(4): 591-600.
117. Felsenstein, J. 1995. PHYLIP (Phylogeny Inference Package) Version 3.5c. University of Washington.
118. Prado M, Calo P, Cepeda A, Barros-Velázquez J. 2005. Genetic evidence of an Asian background in heteroplasmic Iberian cattle (*Bos taurus*): Effect on food authentication studies based on polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism analysis. *Electrophoresis*. 26: 2918-2926.
119. Wu J, Smith RK, Freeman AE, *et al.* 2000. Sequence heteroplasmy of D-loop and rRNA coding regions in mitochondrial DNA from Holstein cows of independent maternal lineages. *Biochemical Genetics*. 38(9-10): 323-335.
120. Slate J, Phua H. 2003. Patterns of linkage disequilibrium in mitochondrial DNA of 16 ruminant populations. *Molecular Ecology*. 12:597-608.

121. Sutarno, Cummins JM, Greeff J, Lymbery AJ. 2002. Mitochondrial DNA polymorphism and fertility in beef cattle. *Theriogenology*. 57: 1603-1610.
122. Mannen H, Kojima T, Oyama K, *et al.* 1998. Effect of mitochondrial DNA variation on carcass traits of Japanese Black cattle. *Journal of Animal Science*. 76(1): 36-41.
123. MacHugh DE, Troy CS, McCormick F, *et al.* 1999. Early medieval cattle remains from a Scandinavian settlement in Dublin: genetic analysis and comparison with extant breeds. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 354: 99-109.
124. Bollognino R, Edwards CJ, Alt KW, *et al.* 2006. Early history of European domestic cattle as revealed by ancient DNA. *Biology Letters*. 2: 155-159.
- 124b. Finlay EK, Gaillard C, Vahidi SMF, *et al.* 2007. Bayesian inference of population expansions in domestic bovines. *Biology Letters*. 3: 449-452.
- 124c. Excoffier L and Schneider S. 1999. Why hunter-gatherer populations do not show signs of Pleistocene demographic expansions. *PNAS USA*. 96: 10597–10602.
125. Ascunce MS, Kitchen A, Schmidt PR, *et al.* 2007. An unusual pattern of ancient mitochondrial DNA haplogroups in Northern African cattle. *Zoological Studies*. 46(1): 123-125.
126. Svensson EM, Anderung C, Baubliene J, *et al.* 2007. Tracing genetic change over time using nuclear SNPs in ancient and modern cattle. *Animal Genetics*. 38 (4): 378-383.
127. Loa E, Cervantes M, Durand L, *et al.* Capitulo 4. Uso de la biodiversidad. En: *La diversidad biológica de México: estudio del país*. CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad), México. 1998.
- 127b. CONABIO, 1998. *La diversidad biológica de México: Estudio de País*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
128. De Alba J. 2006. Una zootecnia en concordancia con Darwin. *Meditaciones sobre la presencia de Darwin en la ganadería tropical*. Conferencias Necesitamos a los Criollos, en el marco de la 1ª Feria de Ganado Criollo y Colombiano. Asociación de Ganaderos de San Martín de los Llanos y la Asociación Nacional de Criadores de Razas Criollas y Colombianas (ASOCRIOLLO). Colombia, 2006.
129. Bodisco V y Abreu O. 2007. Producción de leche por vacas Criollas puras. Departamento de Agricultura, FAO. En: *Sitio Argentino de Producción Animal*: <http://www.produccionbovina.com/>
- 129b. Rouse JE. 1977. *The Criollo: Spanish cattle in the Americas*. Norman: University of Oklahoma Press. Citado en referencia 129.

130. Farfán N, Juárez D Rossi A, *et al.* 2000. Composición química de carne de ganado bovino criollo. Archivos Latinoamericanos de Nutrición. 50(4).
131. Byers FM y Schelling GT. 1987. Nutrient density of beef from Longhorn cattle. A final report to the Texas Longhorn Breeders Association of America. Disponible en: Texas Longhorn Breeders Association of America: <http://www.tlbaa.org/>.
132. Diamond J. 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. Nature. 418: 700-707.
133. Toledo VM, Alarcón-Chaires P, Moguel P, Olivo M, Cabrera A, Leyequien E, Rodríguez-Aldabe A. 2002. Biodiversidad y Pueblos Indios en México y Centroamérica. Boletín bimestral de la CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad), México. Biodiversitas (43): 1-8.
134. Tuxill J. 2000. The biodiversity that people made-and are now losing". World Watch. 13(3): 24-35.
135. Critical Ecosystem Partnership Fund (CEPF)/ Conservation International, Programa México y América Central. 2004. Perfil del Ecosistema Región Norte del Hot Spot de biodiversidad de Mesoamérica: Belice, Guatemala, México. Disponible en: http://www.cepf.net/ImageCache/cepf/content/pdfs/final_2espanish_2emesoamerica_2enorthernmesoamerica_2eep_2epdf/v1/final.spanish.mesoamerica.northernmesoamerica.ep.pdf
136. Hall S & Ruane J. 1993. Livestock breeds and their conservation: A global overview. Conservation Biology. 7(4): 815-825.
137. CDI/PNUD. 2006. Regiones indígenas de México. Comisión Nacional para el Desarrollo de los Pueblos Indígenas/Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo. Enrique Serrano Carreto (coord.).
138. Fernández LM, Tarrío M. 1988. Ganadería y crisis alimentaria. Revista Mexicana de Sociología. 50(1): 51-95.
139. Arroyo, G. 1989. La pérdida de la autosuficiencia alimentaria y el auge de la ganadería en México. Primera edición. Plaza y Valdés Editores: UAM-Xochimilco. México, D. F.
140. Otte J y Reyes E. El papel de la ganadería en la reducción de la pobreza. Sistemas pecuarios diversificados para el alivio de la pobreza rural en America Latina. Conferencias 2003 con motivo del 30 aniversario del CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza)/Leadership for Environment and Development (LEAD-México)/FAO. <http://virtualcentre.org/es/ele/conferencia4/programa.htm>
141. Mora-Delgado J, Ibrahim M. Diversificación de fincas pecuarias: estrategia de vida para aliviar la pobreza rural. Sistemas pecuarios diversificados para el alivio de la pobreza rural en America Latina. Conferencias 2003 con motivo del 30 aniversario del CATIE. (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza)/Leadership for Environment and Development (LEAD-México)/FAO. <http://virtualcentre.org/es/ele/conferencia4/programa.htm>

142. Corrales E. El papel de los animales domésticos en la seguridad alimentaria rural. Sistemas pecuarios diversificados para el alivio de la pobreza rural en America Latina. Conferencias 2003 con motivo del 30 aniversario del CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza)/Leadership for Environment and Development (LEAD-México)/FAO. <http://virtualcentre.org/es/ele/conferencia4/programa.htm>
143. Jiménez G, Soto L, Márquez C. Ganadería en zonas indígenas del sur de México: un reto para el desarrollo. Sistemas pecuarios diversificados para el alivio de la pobreza rural en America Latina. Conferencias 2003 con motivo del 30 aniversario del CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza)/Leadership for Environment and Development (LEAD-México)/FAO. <http://virtualcentre.org/es/ele/conferencia4/programa.htm>
144. Perfiles indígenas de México. Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social (CIESAS). <http://pacificosur.ciesas.edu.mx>
145. Leonard E. Una historia de vacas y golondrinas. Ganaderos y campesinos minifundistas del sureste de Michoacán. Pags: 111-118. En: Navarro G. Hermilio, Jean-Philippe Colin y Pierre Mileville (editores). 1993. Sistemas de producción y desarrollo agrícola. CONACYT-ORSTOM (Francia)- Colegio de Postgraduados. Editorial Colegio de Postgraduados, Mexico. 494 pags.
146. Perez-Agis E, De la Cruz E, Mapes C, *et al.* 2005. Las comunidades campesinas: un importante reservorio de recursos para la humanidad. LEISA Revista de Agroecología. Abril. Pag. 20-23.
147. Gallina S. 2003. White-tailed deer and cattle diets at La Michilía, Durango, México. Journal of Range management. 46: 487-492.
148. Rubio A, González B, Ramírez S, *et al.* 2004. Condiciones de uso de los équidos de trabajo en la comunidad rural de Santa Rosa, Puebla, México. Veterinaria (Montevideo). 39(155-156): 47-50.
149. Aquino E, Arroyo A, Torres G, *et al.* 2003. El guajolote Criollo (*Meleagris gallopavo* L.) y la ganadería familiar en la zona centro del estado de Veracruz. Técnica Pecuaria en México. 41(2): 165-173.
150. INEGI. 2005. Estadísticas a propósito del día internacional de las poblaciones indígenas. II Censo de Población y Vivienda 2005. <http://www.inegi.gob.mx/>
151. Rivera-Ferre MG. Modelos de producción agrarios y consumo de alimentos. ¿La demanda condiciona la oferta o la oferta condiciona la demanda? En: IX Congreso Español de Sociología. 13-15 Septiembre del 2007, Barcelona (España), 17pp.
152. Lamas MA, Neri O, Sánchez G, Galaviz R. 2003. Agricultura orgánica: una oportunidad de negocios para el sector agroalimentario mexicano. FIRA. Boletín Informativo. 322(35).

153. FAO. 2004. Servicios pecuarios y población pobre. Iniciativa mundial. Recopilación, coordinación e intercambio de experiencias. Roma, Italia.
154. Tisdell C. 2003. Socioeconomic causes of loss of animal genetic diversity: analysis and assessment. *Ecological Economics*. 45: 365-376.
155. King JWB. Chapter 17. Genetic exhaustion in single-purpose breeds. En: *Animal Production and Health Paper No. 24. Animal Genetic Resources. Conservation and Management*. FAO. 1981.
156. Barkin D. 1998. Riqueza, pobreza y desarrollo sustentable. México: Editorial Jus y Centro de Ecología y Desarrollo. ISBN: 9687671041; versión electrónica.
157. Mikkelsen GM, Gonzalez A, Peterson GD. 2007. Economic inequality predicts biodiversity loss. *PLoS ONE* 2(5): e444.
158. Verrier E, Tixier-Boichard M, Bernigaud R, Naves M. Conservation and value of local livestock breeds per niche products and/or adaptation to specific environments. En: FAO 2005. *Boletín de Información de Recursos Genéticos Animales*. No. 36.
159. FAO 2005. Informe sobre las prioridades estratégicas para la acción para el uso sostenible, el desarrollo y la conservación de los recursos zoogenéticos para la alimentación y la agricultura.
160. Espinoza JI, Palacios A, Ávila N, Guillén A, De Luna R, Ortega R, Murillo B. 2007. La ganadería orgánica, una alternativa de desarrollo pecuario para algunas regiones de México: una revisión. *Interciencia (Venezuela)*. 32(6): 385-390.
161. SAGARPA. Dirección General de Ganadería. La producción de carnes en México y sus perspectivas 1990-2000. <http://www.sagarpa.gob.mx/Dgg/estudio/carne.pdf>. Consultado el 30 de marzo del 2008.
162. SAGARPA. Dirección General de Ganadería. 2006. Situación actual y perspectiva de la producción de carne de bovino en México. <http://www.sagarpa.gob.mx/ganaderia/estudio/sitbov06.pdf>. Consultado el 30 de marzo del 2008.
163. Sánchez G, Gómez R, Avalos L, *et al.* 1999. Oportunidades de desarrollo de la industria de la carne de bovino en México. FIRA (Fideicomisos Instituidos en Relación con la Agricultura), Morelia, Mich. *Boletín informativo* 312 (32).
164. SAGARPA. Dirección General de Ganadería. 2005. Situación actual y perspectiva de la producción de leche de bovino en México. <http://www.sagarpa.gob.mx/Dgg>
165. Palma JM. 2006. Los sistemas silvopastoriles en el Trópico Seco mexicano. *Archivos Latinoamericanos de Producción Animal*. 14(3): 95-104.

166. Del Valle MC. 2006. Sistema de innovación y transformaciones socioeconómicas en la agroindustria de los quesos en México. En: Memorias del VII Congreso Latinoamericano de Sociología Rural. Quito, Ecuador, 24 pp.
167. Pattison J, Drucker AG, Anderson S. 2007. The cost of conserving livestock diversity. Incentive measures and conservation options for maintaining indigenous Pelón pigs in Yucatan, Mexico. *Tropical Animal Health and Production*. 39(5): 339.
168. Barkin D, Barón ML, Alvizouri M. 2003. Producción de carne de puerco "lite" como estrategia de desarrollo sustentable para campesinos michoacanos. *Espiral*. 9(6): 109-134.
169. Sierra AC, Poot TB, Díaz ZI, *et al.* 2005. El cerdo pelón mexicano, una raza en peligro. *Archivos de Zootecnia*. 54(206-207): 165-170.
170. Sierra AC, Osorto W, Ucán C, *et al.* 2005. El cerdo pelón en Yucatán: un recurso sustentable para las comunidades Mayas. 1er. Congreso internacional de casos exitosos de desarrollo sostenible del trópico. Boca del Río, Veracruz, México.
171. Pimentel J, Perezgrovas R, Zaragoza L, *et al.* 2005. Caracterización reproductiva integral del morueco en el ganado lanar de Chiapas. *Archivos de Zootecnia*. 54(206-207): 557-564.
172. Cesín A, Aliphath M, Ramírez B, *et al.* 2007. Ganadería lechera familiar y producción de queso. Estudio en tres comunidades del Municipio de Tetlatlahuaca en el estado de Tlaxcala, México. *Técnica Pecuaria en México*. 45(1):61-76.
173. Espinoza A, Álvarez A, Del Valle MC, *et al.* 2005. La economía de los sistemas campesinos de producción de leche en el Estado de México. *Técnica Pecuaria en México*. 43(1): 39-56.
174. La Jornada. Martes 14 de noviembre del 2006. Morelia, Michoacán, 13 de noviembre.
175. Gourdine JL, Bidanel JP, Noblet J, *et al.* 2006. Effects of season and breed on the feeding behavior of multiparous lactating sows in a tropical humid climate. *J. Anim. Sci.* 84:469-480.
176. Ripoli MV, Corva PM, Antonini A, *et al.* 2003. Asociación entre cinco genes candidatos y producción de leche en la raza criolla Saavedreña. *Archivos de Zootecnia*. 52: 89-92.
177. Ripoli MV, Giovambattista G, De Luca GC, *et al.* 1999. Formación de un plantel base de ganado bovino Criollo Argentino para producción lechera. Efecto sobre las frecuencias génicas de los loci de K-caseína, a-caseína y prolactina. *Archivos de Zootecnia*. 48:101-106.
178. Vallée A. 2007. Analysis of the genotype by environment interaction for post weaning growth traits in tropical Creole cattle. Minor Thesis. Institut National de la Recherche Agronomique (INRA), Guadelupe.

179. Visscher PM, Smith D, Hall SGJ, *et al.* 2001. A viable herd of genetically uniform cattle. *Nature* (Brief communication). 409: 3003.
180. Nagamine Y, Nirasawa K, Takahashi H, *et al.* 2008. Estimation of the time of divergence between Japanese Mishima Island cattle and other cattle populations using microsatellite DNA markers. *Journal of Heredity*. En prensa.
181. Mendelsohn R. 2003. The challenge of conserving indigenous domesticated animals. *Ecological Economics* 45: 6501-510.

Anexo 2

El proceso coevolutivo de la domesticación

La domesticación de plantas y animales es el desarrollo más importante en los últimos 13,000 años de la historia humana. Responder a las preguntas concernientes a este proceso (cómo, cuándo, dónde y cuántas veces ocurrió; qué especies estuvieron involucradas, cuál fue la velocidad y dirección de sus rutas de dispersión; así como el proceso de domesticación en sí mismo, etc.) es de interés de todos no sólo porque las especies domésticas proporcionan la mayoría de nuestros alimentos, sino porque este evento fue el prerrequisito para el surgimiento de la civilización, y explica las transformaciones que ésta ha sufrido (1). Hoy en día, la ganadería es la fuente principal de ingresos de 200 millones de familias de pequeños productores en Asia, África y América Latina, y la única fuente de subsistencia de al menos 20 millones de familias pastorales (19).

La evolución biocultural de las sociedades humanas ha sido tan profundamente moldeada por la domesticación y viceversa, que se les considera un proceso coevolutivo (1, 2, 3, 4, 5). Este proceso acumulativo de cambios requiere que las interacciones entre las especies participantes ejerzan presiones de selección de manera específica, sincrónica y recíproca. El resultado ha sido la coadaptación entre la especie humana y las especies domésticas. Sus interacciones han sido de tipo mutualista, pues todas las especies participantes se han visto beneficiadas en términos de adecuación o eficiencia biológica (*fitness*), es decir, que el número de sus descendientes con relación a sus conespecíficos ha sido mayor en virtud de tales interacciones (6) y, aunque éstas han surgido varias veces a lo largo de la historia de la humanidad, han sido (y siguen siendo) modificadas diferencialmente por el contexto cultural de las sociedades humanas y por los perfiles biológicos de las especies (1, 2).

El linaje humano divergió del de los chimpancés hace aproximadamente 6 millones de años. Según evidencias arqueológicas, durante el 99.8% del tiempo de nuestra separación de tal tronco, no hubo agricultura ni ganadería, hasta que surgió de manera independiente, y más temprano en unas que en otras, en nueve grandes áreas del planeta: el Creciente Fértil (Oriente Medio), China, Mesoamérica, Andes/Amazonia, este de los Estados Unidos de América, Sahel (frontera del desierto del Sahara), oeste de África, Etiopía y Nueva Guinea (Fig. 1). La domesticación de plantas y animales ocurrió en un periodo de pocos miles de años, entre los 8,500 a.C. (en el Creciente Fértil) y 2500 a.C. (este de Norteamérica). ¿Por qué la domesticación no surgió antes y qué la provocó de manera “simultánea” en todo el mundo? ¿Por qué ocurrió en esos sitios geográficos? (1).

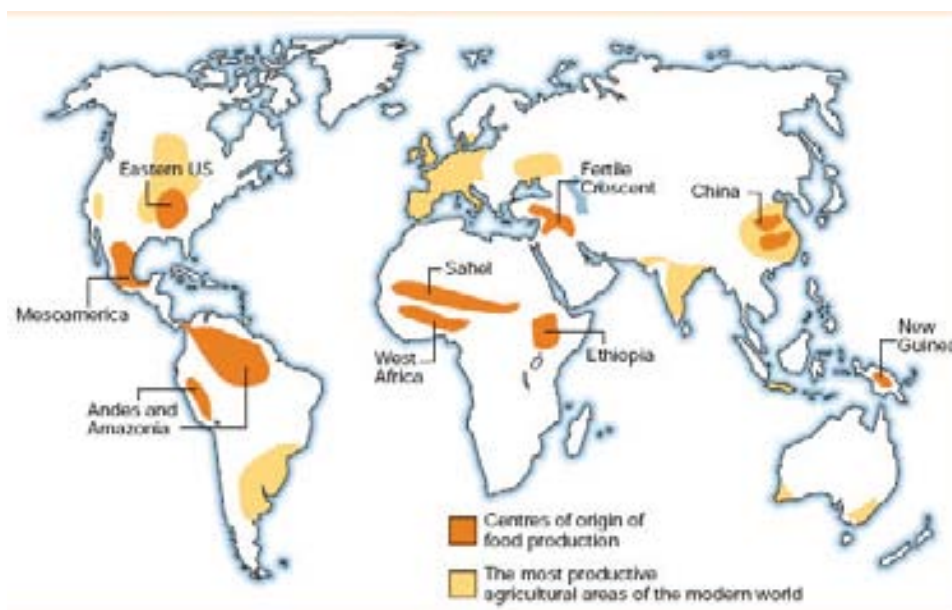


Figura 1. Centros de domesticación. Tomado de referencia 1.

Al parecer, los factores que provocaron la transición del estilo de vida basado en la caza y recolección hacia el de la producción agropecuaria fueron de diferente naturaleza. Durante el Holoceno, los cazadores-recolectores de los nueve centros de domesticación desarrollaron una vida sedentaria, sociedades estratificadas e incrementaron sus

poblaciones. Aún cuando tales poblaciones habían estado manejando plantas y animales durante un buen tiempo, las especies domésticas no tuvieron un papel económico significativo en las sociedades hasta el Pleistoceno Tardío. Los cambios climáticos y los avances tecnológicos que acontecían durante este periodo mermaron las poblaciones de los grandes mamíferos. La competencia entre las sociedades humanas, su crecimiento demográfico y la escasez de presas, pudieron haber llevado a la necesidad de intensificar la producción de alimentos. Más tarde, los excedentes en la producción amortiguaron las incertidumbres ambientales y, eventualmente, permitieron que las poblaciones humanas crecieran en tamaño y expansión territorial hacia ambientes más agrestes (1, 1b).

Una vez que la domesticación comenzó, la naturaleza autocatalítica de sus muchos cambios acompañantes provocó la rápida transformación hacia el estilo de vida agropecuario. El establecimiento de comunidades permanentes permitió el desarrollo y acumulación de tecnología pesada. Las especies domésticas pudieron reproducirse en mayores densidades. Por un lado, esto resultó en excedentes de comida que alimentaron a inventores, soldados, nobles y burócratas, potenciando el desarrollo tecnológico, la milicia, la estratificación social y la centralización política; y por el otro, en el surgimiento de las enfermedades infecciosas que han sido la principal causa de muerte de los seres humanos. Las epidemias no pudieron haber existido antes de la domesticación, primero, porque las infecciones tuvieron su origen en los rebaños y segundo, porque éstas solamente pueden sostenerse en las condiciones sedentarias y de densidad demográfica determinadas por la agricultura y la ganadería. La convivencia cercana entre las poblaciones humanas y animales permitió el salto de infecciones a nuestra especie, como la tuberculosis, originada en los bovinos o la influenza, originada en los cerdos y patos (1).

Existen 148 especies de mamíferos terrestres herbívoros y 200,000 especies de plantas superiores, pero sólo catorce y 100 de ellas, respectivamente, han sido domesticadas. Diferentes líneas de evidencia demuestran que las características intrínsecas de las especies (comportamiento y sociobiología, en el caso de los animales) y no de las diferentes poblaciones humanas han sido las causas limitantes para la domesticación. Las áreas geográficas donde tuvo origen la domesticación fueron las que poseían más especies animales y vegetales susceptibles de ser domesticadas. Las poblaciones que por fortuna biogeográfica domesticaron tales especies dominaron el arte de la producción de alimentos y crecieron demográfica, tecnológica, política y militarmente. De manera paradójica, los agentes infecciosos que evolucionaron desde los animales domesticados y que mermaban las poblaciones humanas, serían posteriormente agentes de conquista. Estas características de las sociedades productoras de alimentos les significaron ventajas sobre sus vecinos cazadores-recolectores. La historia de los 13,000 años pasados de la humanidad ha sido forjada por la desaparición de la mayoría de estas últimas civilizaciones en todos los territorios susceptibles de ser cultivados y explotados, ya sea por el saqueo, conquista o exterminación en manos de las civilizaciones agropecuarias o las epidemias que éstas diseminaron. Los genes de las poblaciones agropecuarias se difundieron de modo gradual, pero más velozmente en sentido este-oeste que norte-sur. La razón es obvia: las especies, tecnologías y culturas requieren de menos cambios para la adaptación en las localidades con la misma latitud, ya que tienen idéntica duración de los días y estacionalidades y, aunque existen barreras ecológicas entre todas ellas, a menudo comparten climas, hábitats y enfermedades similares (1).

Como consecuencia de tal reemplazo de poblacional, se conformaron los mapas lingüísticos y genéticos del mundo. Cerca del 88% de la población mundial habla algún idioma perteneciente a una u otra de las siete familias idiomáticas que fueron confinadas, durante el Holoceno, a dos pequeñas regiones de Eurasia, y que resultaron ser los centros de domesticación más tempranos (El Creciente Fértil y partes de China). Desde estos centros, sus habitantes migraron y difundieron su idioma y sus genes hacia la mayor parte del mundo (1).

La domesticación ha sido la causa principal de los cambios biológicos y culturales de las sociedades humanas durante por lo menos la última decena de miles de años. Entre estos cambios están: la diseminación de los genes humanos desde los centros de domesticación (1); la evolución de factores de resistencia genética a las enfermedades infecciosas con origen en los ganados (1, 3); la evolución de la persistencia de la lactasa en las poblaciones consumidoras de leche del norte de Europa y diversas partes de África (1, 3, 7); la evolución del metabolismo de almidones de alcohol, que permiten el consumo de grandes cantidades de cerveza (en Eurasia occidental); y la evolución de adaptaciones a una dieta (en los tiempos modernos) alta en carbohidratos simples, grasas saturadas, calorías y sal, pero baja en fibra, carbohidratos complejos, calcio y grasas no saturadas (dieta de los cazadores-recolectores) (1). Así mismo, el curso evolutivo de las estructuras sociales (por ejemplo, sociedades hortícolas vs. pastoriles tienden a ser matriarcales y patriarcales, respectivamente) y económicas (normas en la herencia de propiedades y riqueza, sucesión política, etc.) dentro de cada cultura ha sido moldeado por el manejo de las especies domésticas (4).

Tampoco olvidemos que el incremento en la producción agropecuaria ha actuado como motor motivacional del desarrollo científico y tecnológico. Las especies domésticas han servido como modelos de estudio y, posteriormente, como recipientes de los logros en diversas áreas como la inmunología, el mejoramiento genético y la nutrición; y que sobre todos esos logros biotecnológicos y sobre la diversidad genética de las especies domésticas descansan nuestros sistemas de producción de alimentos modernos y futuros.

Anexo 3

Origen y evolución de la ganadería americana

Se ha dicho que la búsqueda de las especias fue el estímulo de los grandes descubrimientos de fines del s. XV. En Europa, ahumar y salar las carnes eran los únicos procedimientos para su conservación hasta antes de la revolución de las especias orientales y del descubrimiento de América. Además de su valor gastronómico intrínseco, las especias tienen el extrínseco de favorecer la conservación, acrecentando así el repertorio de alimentos cárnicos. Desde la Antigüedad Clásica, las especias orientales eran ya consideradas en Europa como productos de gran lujo y rareza. En la Edad Media son algo más conocidas, llegando a las costas orientales del Mediterráneo transportadas por el comercio terrestre, vía las caravanas o vía el Mar Rojo, y luego difundidas por las naves venecianas. La toma de Constantinopla por los turcos a mediados del s. XV y su consiguiente dominio de las rutas comerciales, interrumpió el comercio europeo de artículos orientales, lo cual impulsó a los portugueses y españoles a llegar a los países productores, buscándolos por el camino directo a través del océano (8).

Al llegar los invasores occidentales a América, encontraron un continente virgen de ganados y dos grandes civilizaciones: en el sur, la Inca y en el centro y parte del norte, la Mesoamericana. Herederos de la tradición ganadera de los pueblos pastores originales, los europeos contrastaron con los indígenas americanos, que eran primordialmente campesinos, aunque habían domesticado algunos animales: al guajolote o pavo común, al perro, al cuí o cobayo, a la llama y a la alpaca. Otras especies como el pecarí y diferentes clases de aves silvestres (pericos y patos), vivían en cautividad para ser cebados y posteriormente aprovechar su carne o plumas, pero no eran especies domésticas (8, 9).

Desde el segundo viaje de Cristóbal Colón a América iniciaron la invasión y colonización del continente, pues las mismas naves que transportaban armas de guerra, cargaban con ganados, plantas, semillas y herramientas. Las especies domésticas europeas llegaron al Nuevo Mundo con las expediciones colonizadoras, que iban detrás de las de conquista, aunque muchas veces estas últimas revestían el doble carácter. Las expediciones se constituían por españoles a pie y a caballo junto con ejércitos de indios aliados. Seguían a estas tropas los tamemes, indios aliados o sometidos que transportaban la impedimenta alimenticia. A su zaga iban las piaras de cerdos, alimentándose por el camino a cuatro jornadas de la vanguardia. Los hispanos dependían principalmente de los cerdos como alimento y usaban como armas de guerra caballos y perros, arremetiendo despiadadamente contra los nativos. Por esto, al caballo, al perro y al cerdo se les ha llamado los “animales de conquista”, mientras que a gallinas, reses, asnos, cabras y ovejas, se les conoce como “animales de colonización”, aunque con poca diferencia de tiempo entre unos y otros, y según las regiones (8, 9).

Después de la domesticación de los animales quizá no haya, en lo que pudiera llamarse la Historia de la Ganadería, un fenómeno biológico de tanta importancia como el poblamiento pecuario de casi todo el Continente Americano en poco más de medio siglo (de 1520 a 1580 aproximadamente). Gracias a estos animales domésticos, los españoles pudieron realizar la conquista y colonización de América con tanta rapidez, dominando desde más allá del norte mexicano, hasta los lagos chilenos y la pampa argentina al mismo tiempo que esparcían los ganados. Prueba de ello es que de ninguna otra gesta histórica se conservan tantos nombres de caballos como de la Conquista de América, y se ha dicho que ésta se hizo al ritmo del paso de las piaras porcinas. En las crónicas son frecuentes las frases que lo confirman: Hernán Cortes “...no teníamos, después de Dios, otra seguridad sino la de los caballos”; Bernal Díaz del Castillo “...poco pudimos hacer hasta que los jinetes no aparecieron en el campo”; Garcilaso de la Vega “...mi tierra se ganó a la jineta” (8).

El desarrollo de la ganadería en el Nuevo Mundo fue lento en los primeros años posteriores a la Conquista, pero después fue intenso y rapidísimo. La competencia con las poblaciones indígenas y sus áreas cultivadas, así como las condiciones ambientales y los esfuerzos evangelizadores, determinaron la influencia que en cada región tuvo la ganadería, cuya difusión se consumaba de manera simultánea al dominio y poblamiento del territorio americano. La introducción progresiva de animales provocó enseguida una gran revolución cultural, involucrando a la economía, la organización social, así como la transformación del paisaje y la biodiversidad locales (8, 9, 10, 11).

Los animales de pastoreo lograron aumentar cuantitativamente a merced de la riqueza del terreno, más que de los cuidados de los colonizadores. Su explotación se hacía sin el objeto preciso de mejorar la producción, sólo se buscaba aumentar el número de cabezas. El ganado bovino fue la población pecuaria más esparcida y numerosa, alcanzando el carácter de plaga en pueblos y ciudades, por lo que tuvo que ser también la labor de vaquero la más extendida. El pastor montado tuvo dos manifestaciones, el cazador o vaquero de muerte, para aprovechar tan solo el cuero (que durante tres largos siglos es el único aprovechamiento de la ganadería americana que llega a Europa) y el vaquero de vida, que atrapaba a los animales mestefios para formar o enriquecer los hatos. Algunas de las operaciones del

pastoreo montado se convirtieron en deporte, que en conjunto se llamaron jaripeo. Con rasgos diferenciales en cada una, fue común a todas las zonas vaqueriles del continente, como son el gaucho argentino, el guaso chileno, el llanero venezolano, el vaquero brasileño, el cowboy de las praderas texanas y el charro mexicano. El traje y los aperos de los vaqueros americanos, todos ellos con semejanza en espuelas, látigos, botas y atalaje del caballo, tienen un mismo origen: el vaquero andaluz. Los vaqueros eran tipos sociales que correspondían a diferentes fases del desarrollo de una nueva sociedad ganadera. Su sabiduría popular inspiró la literatura gauchesca, describiendo sus costumbres en obras como "Martín Fierro", de José Hernández, "Don Segundo Sombra", de Ricardo Güiraldes o "Facundo", de Domingo Faustino Sarmiento (8).

Las razas criollas o autóctonas de los países latinoamericanos y caribeños han evolucionado en tierras americanas durante casi medio milenio. Gracias a su natural rusticidad, las reses de origen ibérico se adaptaron a todo tipo de ecosistemas, sobre todo en lo referente a la fluctuación errática de alimentos y a las enfermedades, convirtiéndose en la especie doméstica dominante (8, 9, 10, 11, 12, 13, 14). Son casos ilustrativos de la adaptación de estos animales a los sistemas más adversos de producción el Criollo Pantaneiro (Brasil), habitante del pantanal, una región ecológica muy agreste; el Criollo Romosinuano (Colombia), cuyos índices de fertilidad se encuentran entre los más altos; el Criollo Lechero Centroamericano (Nicaragua), resistente a ectoparásitos (11); y el Criollo Mexicano, que duplicaba su hato cada quince años en la Nueva España y es resistente a altas temperaturas (10, 36, 46).

Las razas autóctonas de ganado han sostenido los sistemas latinoamericanos de producción alimentaria durante siglos, y los del Viejo Mundo durante milenios. Desde principios del s. XX, estos sistemas tradicionales se han venido transformando con el desarrollo de razas mejoradas, así como de nuevas tecnologías en la agricultura y la ganadería. Víctimas de la Revolución Verde y la Revolución Ganadera, los recursos genéticos nativos, tanto animales como vegetales, se han ido perdiendo al ser sustituidos por las razas y variedades mejoradas artificialmente. Esta erosión genética, considera la FAO, ha ocurrido a una velocidad mayor en el sentido norte-sur global, conforme se han diseminado los sistemas de producción a gran escala desde los países desarrollados hacia los países pobres (15, 16, 17). En el contexto actual de libre comercio entre los mercados internacionales, la concentración de la producción agropecuaria y la estrecha base genética de las razas industriales, la extinción de cada raza o variedad doméstica disminuye la diversidad alimenticia y cultural, así como la soberanía alimentaria de cada país (16).

Hoy en día, América Latina concentra el 8% de la población humana, pero tiene considerable participación en las zonas de pastoreo (17.5%), en el inventario ganadero (25%) y en la producción de carne (19.2%) y leche (17.8%) mundiales; asimismo, posee el 23% de la superficie potencialmente cultivable, el 46% de la superficie de bosque tropicales y el 31% de las fuentes de agua fresca globales (19). En territorio latinoamericano se encuentran los dos *hot spots* (áreas que contienen más del 60% de las especies terrestres del mundo, concentradas en el 1.4% de la superficie terrestre) más biodiversos y con el mayor endemismo del mundo: Mesoamérica y los Andes tropicales. Sólo Mesoamérica, que consta de los siete países de América Central y la parte sureste de México posee, con menos del 0.5% de la extensión terrestre del planeta, entre el 7 y el 10% de todas las formas de vida conocidas, el 17% de todas las formas terrestres, y los ecosistemas costeros del Pacífico y del Caribe, que limitan con el segundo arrecife más grande mundo. La diversidad biológica tiene su equivalente cultural, representada por grupos étnicos que se comunican en centenares de diferentes lenguas (18).

En contraste con su elevadísima disponibilidad de recursos naturales, incluidas las especies, razas y variedades autóctonas, en América Latina viven 80 millones de productores rurales pobres de los cuales el 51% manejan ganados en sus sistemas de producción. A pesar de sus pocos recursos, los campesinos siguen siendo los productores de la mayor parte de los alimentos de origen vegetal y animal de consumo nacional (19). En las economías campesinas latinoamericanas los animales se integran a los componentes agrícolas de la unidad productiva de diversas maneras, constituyendo los denominados **sistemas pecuarios diversificados**. El forraje, el grano y los residuos de cosechas se destinan a la alimentación animal e, inversamente, los materiales de desecho, principalmente estiércoles y orina son usados como abonos orgánicos; los animales realizan trabajos de tracción en labores agrícolas y/o forestales; y sus productos se destinan al consumo familiar o al mercado, ya que también son fuentes de materias primas que pueden transformarse artesanalmente (por ejemplo, la leche para producir quesos, cremas, yogures, dulces, etc.). En el ámbito del pequeño propietario los animales son parte esencial de su economía, su vida cultural y social. Son el único medio de acumular activos y diversificar riesgos: constituyen bienes para su venta o canje a cambio de otros productos o servicios y pueden ser una forma de ahorro que, en épocas de crisis (mal clima, desastres naturales, enfermedades, plagas) o compromisos sociales (estudios de los hijos, casamientos, celebraciones religiosas) se convierten en la opción salvadora de la economía familiar. Otra actividad reciente, producto de la diversificación en las parcelas o ranchos, es la oferta de servicios ecoturísticos y ambientales, que nace por el interés de los ciudadanos de conocer estas costumbres y actividades productivas. Los animales han permitido la continuidad cultural de la América Latina rural a través de la generación de empleo, ingresos y la cohesión grupal, constituyendo los medios para la subsistencia y reproducción de las unidades agropecuarias. Éstas siguen resistiendo los embates del mercado internacional, donde cada vez compiten en mayor desventaja con los productos altamente subsidiados de los países desarrollados (16, 19, 20, 21, 22, 23).

Anexo 4

Origen y evolución del ganado bovino Criollo en México

4.1 Desarrollo de la cultura ganadera en la Nueva España

Aueroch es la palabra en lengua celta que Julio César transcribió al latín como *urus* (*Bos taurus primigenius*), el tipo fundacional bovino que tuvo amplia distribución geográfica en el Viejo Mundo, y considerado la forma ancestral de los bovinos domésticos (*Bos taurus*). Desde los grandes centros de domesticación, los uros se dispersaron, y en Europa y África generaron a su vez, por influencias mutuas y del medio ambiente, variaciones que en el territorio español se expresan en tres agrupaciones bovinas: el tronco turdetano, el tronco ibérico y el tronco cántabro. El tronco turdetano es la entidad étnica más importante de la ganadería española y que sin lugar a dudas fue, por haber estado más próxima a los puertos de salida hacia América, la más influyente en la formación de las razas criollas americanas (12, 12b).

El origen de casi todas las exploraciones atlánticas durante el s. XV fueron las áreas costeras entre Cabo San Vicente, en Portugal, y la costa del sureste de España. Los exploradores eran generalmente pescadores, marinos y comerciantes de los pueblos costeros. Sevilla y otros puertos (Cádiz, Sanlúcar, Puerto de Santa María, etc.) monopolizaron la navegación legal y el comercio de Castilla con el Nuevo Mundo. Desde esta región, denominada "Puerta de América", los productos españoles seguían dos rutas principales: la primera, directamente desde los puertos del sur de España, haciendo escala en las Islas Canarias; y la segunda, parando en las Antillas. En estas islas los españoles desembarcaban animales que ahí se reproducían durante décadas, y que en posteriores escalas eran cargados y llevados a América. Sin control alguno de selección, estos bovinos formaron poblaciones de una gran diversidad racial, pero coincidente en grandes encarnaduras sobre cuerpos delgados, poco desarrollados, de aquí que se les denominara "cuernos largos", sin atender a otras de sus características igualmente manifiestas, como la amplia gama de capas o pintas (12, 13). Es de notar, que las Islas Canarias formaban parte de un consorcio comercial junto con las islas Madeira, Azores y Cabo Verde, bajo el dominio portugués, lo cual posiblemente implicó el intercambio de animales entre ellas, así como su arribo desde las costas de colonias africanas de ambos imperios (13).

Durante más de cien años (1492-1599), empezando con el primer viaje de Cristóbal Colón, las expediciones estuvieron predominantemente organizadas desde Andalucía y, de cada tres colonizadores, uno provenía de esa región. Del mismo modo que su moral predominó de modo homogéneo en las nuevas colonias, se puede asumir que algo similar sucedió con las razas domésticas. Con la excepción de las razas hoy consideradas definitivamente como andaluzas, el resto de los animales no estuvieron definidos como un grupo racial. Esto es entendible, ya que en Europa el estudio de las razas, los conceptos de su conformación morfológica y color del pelaje, no existieron sino hasta finales del s. XVIII (con el desarrollo de la genética), y en Andalucía hasta un siglo después (13). A partir de finales del siglo XVI comenzó una nueva ola migratoria, con la exportación desde Galicia de animales más dóciles que los andaluces. Las características fenotípicas de las razas bovinas criollas americanas y las razas autóctonas españolas son claramente coincidentes. Las evidencias fenotípicas concuerdan con las históricas en que los ancestros de las razas españolas actuales (entre las más mencionadas la Retinta, Berrenda en colorado, Berrenda en negro, Salinera, Cacereña, Negra andaluza, Negra avileña, Rubia gallega, Asturiana, Lidia, etc.) fueron los artifices del ganado criollo americano (11, 12, 13, 14, 31, 36).

En México, la introducción, el crecimiento de los hatos y el desarrollo de la cultura ganadera se pueden agrupar en tres periodos durante los cuales se fueron transformando profunda y mutuamente las culturas agrícolas indígenas y la cultura ganadera española. El resultado ha sido la cultura criolla mexicana, su economía y organización social, así como la transformación de sus ecosistemas (8, 9, 10, 11).

El primero periodo fue el arribo del ganado al Golfo de México y al Altiplano Central. Durante todo un siglo después de la conquista de Tenochtitlán, la mayor parte del ganado pacía en las tierras bajas del Golfo, en la costa o muy cerca a ella, alcanzando tierra adentro los pies de la Sierra Madre Oriental. Las tierras bajas mexicanas fueron susceptibles de aprovechamiento inmediato, pues no eran utilizadas por los indígenas y poseían cubierta forestal escasa y pastos ricos en gramíneas. Cerca de 1535, los bovinos son introducidos al Altiplano Central, alrededor de la Ciudad de México (Estado de México, Hidalgo, Tlaxcala, etc.), pero en esta región la ganadería bovina fue marginal, probablemente porque la población indígena predominó junto con sus actividades agrícolas (10).

Durante el segundo periodo el hato se desplazó hacia el noroeste de México, a la región conocida como El Bajío. La flora del área facilitó su avance hasta la costa del Pacífico, por un lado, y al norte del Altiplano, por otro. El Bajío tenía una población indígena poco densa, lo cual explica la gran influencia de la cultura ibérica en la región y su vigorosa industria ganadera. Para fines de 1550 ya era un verdadero centro de ocupación española con cerca de 450 ranchos. En 1554, el descubrimiento de minas de plata en Guanajuato ayudó a la expansión ganadera, y para 1580, casi un

millón de cabezas de cuernos largos pacían en la región. Los animales abastecían de carne, combustible para velas y cueros, mientras que la minería proporcionaba la inversión para desarrollar a su vez la ganadería de gran escala. Este binomio fue tan importante como el de la ganadería y la caña de azúcar en el trópico húmedo (10).

Cuando los hatos sobrepastorearon El Bajío, la ganadería se desplazó hacia el norte del Altiplano, al Desierto Chihuahuense (la región natural de mayor extensión del territorio mexicano). El avance hacia el desierto fue estimulado por el descubrimiento de vetas de plata en Zacatecas, Durango y Chihuahua. Los rancheros trasladaron al ganado por las estribaciones de la Sierra Madre Occidental y el trazo de la Sierra Madre Oriental, garantizando agua y pastos a los animales. En el este del desierto, el camino hacia el norte de México fue más lento que por el oeste, debido a que las precipitaciones eran menores, se disponía de menor calidad de pastos, y se iba venciendo la resistencia de las tribus nómadas de la región; aun así, hacia el año de 1600, el ganado vacuno llegó a las planicies de Coahuila y a Nuevo León. La Sierra Madre Occidental es alta, continua y llega hasta las costas, por lo que la planicie costera del Pacífico es estrecha y relativamente aislada del resto del país, con pocas salidas hacia los altiplanos Central y del Norte. En esta zona los ganaderos encontraron pocos pastos y sólo algunas marismas, ojos de agua y escurrimientos de la sierra; sin embargo, los animales se desplazaron, complementando el pacer con ramoneo, hasta llegar a Culiacán. De ahí en adelante continuaron hacia el norte llevados por las misiones jesuitas, que para evitar las condiciones limitantes del Desierto Sonorense subieron a la Sierra Madre Occidental. La vegetación espinosa y escasos pastos, en combinación con un verano caliente y húmedo, limitaron la cría de ovejas favoreciendo la de vacunos (10).

El tercer y último periodo es la llegada del ganado, desde principios del s. XVII, a California, Nuevo México, Florida y Luisiana. En esta zona árida y semiárida, que posee muy pocos recursos forrajeros, la ganadería se estableció exitosamente gracias a los esfuerzos de las misiones franciscanas por evangelizar a las poblaciones indígenas, y a que éstas no tenían un sistema de agricultura que pudiera salir dañado por los animales. Fue hasta mediados del s. XIX que decayeron las Misiones y fueron sustituidas por la industria privada (10, 36).

El abatimiento de la población indígena debido a los efectos de la guerra de ocupación, a las enfermedades traídas por los españoles y a su migración hacia sitios inaccesibles, provocó una carencia de mano de obra para el manejo agrícola y ganadero. La solución fue traer esclavos de distintas partes de África, especialmente del norte, y algunos de ellos con la experiencia en la cría de ganado. La combinación de la usanza africana de dejar al ganado vagar libremente con la tradición de la trashumancia española, resultó en grandes poblaciones de ganado montaraz que durante siglos se adaptaron, sin la intervención humana, a la gran diversidad de hábitats que colonizaban. Especialmente en las zonas con escasos y dispersos recursos forrajeros, la libertad de los animales permitió el aprovechamiento de la diversidad de los pastos, hierbas, arbustos y árboles que los ganaderos no conocían (10).

Durante aproximadamente cuatro siglos, la presencia y proliferación del ganado en los ecosistemas mexicanos no se identificó como causante de daños severos a la flora nativa, ni en estructura ni en composición de especies. Como muestra están las poblaciones vacunas asilvestradas de Bolsón de Mapimí, en el Desierto Chihuahuense, en Baja California, en otros sitios cálidos y húmedos de la costa del Golfo de México y del Pacífico, o los bovinos que habitaban todavía hasta inicios del s. XX en la selva de Los Tuxtlas. Para explicar este fenómeno se ha propuesto que, desde su llegada, el ganado no compitió con las especies herbívoras nativas, pues los recursos vegetales eran subutilizados debido a la extinción, durante el Pleistoceno y hacia fines del Holoceno, de un buen número de herbívoros de talla mediana y grande. Aparentemente, el ganado mayor (asnos, caballos y reses) ocupó el lugar vacío dejado por las especies extintas en el continente sin menoscabo de las especies locales. Incluso se ha planteado que, más que dañar los ecosistemas, contribuyeron al mantenimiento de una parte de la diversidad biológica local, beneficiando a aquellas especies que dependían de grandes herbívoros para la dispersión y establecimiento de sus frutos y semillas, o de la depredación de plántulas y consumo de la biomasa vegetal. Los bovinos fueron la especie doméstica más exitosa en México, sus poblaciones silvestres las de más amplia dispersión y tamaño; fueron las proveedoras de los hatos mantenidos por los ganaderos, y el sostén más común de las sociedades en formación a lo largo de todo el territorio nacional (10, 10b, 36).

Quizá no haya habido en el mundo ocasión ni lugar en que fuese más abundante la carne como alimento de la población humana como lo fue en el Nuevo Mundo. Debido a esta abundancia, los precios bajaron tanto que ya no era remunerada la explotación bovina sino en gran escala; consecuentemente, sólo pudieron dedicarse a ella los poderosos, ya que para tener grandes rebaños se necesitaban igualmente grandes estancias, además de vaqueros y esclavos para el cuidado de los animales. De esta manera nacieron los grandes latifundios ganaderos que durante siglos prosperaron sobre los recursos naturales, a través del pastoreo nómada y la explotación de los campesinos. El tamaño de los hatos era la expresión de la riqueza de los latifundistas y, eventualmente, las condiciones antieconómicas y antisociales en que se sostenían provocaron los levantamientos en contra de la monarquía española y las clases dominantes (8, 9).

El buen rendimiento económico de la ganadería se debió a que estuvo vinculada con distintas actividades productivas en todo el país. En las tierras bajas costeras y en las zonas de selva húmeda y seca, se vinculó con los cultivos de caña de azúcar, mientras que en los altiplanos se vinculó con la minería. La iglesia fue quizá su más importante catalizador: a lo largo de todo el territorio, los ejércitos les encomendaban las labores agrícolas y el cuidado de los animales a los frailes catequistas, y éstos los utilizaban como fuente de riqueza colectiva para mantener a los primeros pobladores y a los indígenas cerca de las Misiones. Del binomio ganadería-evangelización nacieron los **sistemas diversificados** de producción de alimentos, basados en la combinación de la explotación pecuaria y de cultivos tradicionales e introducidos, que se iba extendiendo con la ocupación del territorio nacional. La experiencia ganadera desarrollada durante el s. XVI poco a poco fue asimilada a la práctica agrícola tradicional. Por un lado, el resultado fue la formación de las sociedades rancheras mexicanas y, por el otro, la incorporación de las especies domésticas españolas a los diferentes componentes agrícolas, forestales o pecuarios de los sistemas de producción regionales, así como su adaptación a la amplia variedad de condiciones ambientales y sociales (8, 10).

Los campesinos indígenas aprovecharon su conocimiento de la gran diversidad de especies vegetales y sus variedades nativas para experimentar con el manejo de potreros. Al utilizar el pastoreo para transformar la milpa en potrero y mantener este último durante tiempo indefinido, el campesino indígena consumó la integración de los animales de origen español a sus medios de producción. Estas prácticas se encuentran aún en marcha y se perciben en el paisaje por la presencia de especies ancestrales mezcladas con especies de malezas nativas y pastos introducidos. La apertura de un potrero se inicia en el último ciclo de cultivo de la milpa. Después de la cosecha, durante la sucesión secundaria (primera fase del proceso de recuperación de la vegetación), los agricultores detienen este proceso introduciendo animales al terreno. Éstos son alimentados con los restos de la cosecha y con la combinación particular de especies que se producen en los potreros de las diferentes áreas ecológicas del país (10).

Fruto de los movimientos de conquista dirigidos por misioneros y militares, las sociedades rancheras han conservado la tradición ganadera andaluza en nuestro país. A los rancheros se les considera como los primeros garantes de la ocupación efectiva del territorio, gracias a que no abandonaron los espacios conquistados cuando decayeron las minas. Su actividad productiva primordial, la ganadería vacuna, les permitió establecerse y prosperar, convirtiéndolos en una figura predominante del México rural. Al ranchero o vaquero lo conocemos a través de la música y el cine, es uno de los forjadores de la identidad nacional: el hombre a caballo, productor rústico y astuto, católico ferviente cuyos comportamientos y personalidad contrastan tanto con los del indígena ejidatario, como con los del burócrata y ciudadano. La posesión del caballo, todavía muy presente en los valores culturales, era en sus inicios símbolo de superioridad, pues su uso estaba reservado y “marcaba” la dominación del propietario de bestias sobre el agricultor, división que al principio se fincaba en el contraste entre conquistadores e indígenas. Desde su origen, los ranchos han integrado al territorio nacional espacios marginales desde el punto de vista de los intereses dominantes y de los sistemas técnicos vigentes. Esto es porque las principales unidades de producción coloniales (minas, misiones y haciendas) cedían a los rancheros las tierras periféricas demasiado agrestes o apartadas, que sólo valía la pena explotar directamente. De esta manera, las sociedades rancheras quedaron definidas por la dispersión y marginalidad de su hábitat, así como por su carácter familiar. Los ranchos se encuentran hasta la actualidad ocupando sitios de transición en la sociedad nacional, vinculados comercial y laboralmente con los centros urbanos rectores del territorio, siendo un soporte fundamental del abasto de productos alimenticios (24).

La economía ranchera se asienta en la relación del bovino con el maíz (los dos principales componentes de la economía agropecuaria nacional, ver más adelante), caracterizada por la repartición del producto de las parcelas entre el propietario de éstas y del ganado, y el campesino productor del maíz o mediero. Las tierras son dadas a los medieros para su desmonte, cultivo y cosecha. Después de la colecta, los animales del patrón ocupan los terrenos y se realiza el reparto del excedente de cosecha. La duración del periodo de descanso y el manejo por parte del campesino de los potreros, con la protección selectiva de especies, permite un cierto renuevo y, por lo tanto, la reconstitución de la fertilidad y el control de la erosión. Este sistema permite la apropiación, por parte del terrateniente, de un trabajo gratuito valorado en el mantenimiento de sus animales. A su vez, los medieros invierten su parte de la cosecha en su propio sustento y en el de sus pocos animales (24). En diferentes análisis se ha responsabilizado a este tipo de ganadería de ser el proceso productivo que ha permitido concentrar la tierra y mantener en el medio rural la dualidad del latifundio y el minifundio, con sus diversas consecuencias económicas y sociales a lo largo de la historia (24, 28, 29).

4.2 La ganadería en el México Independiente

El ganado Criollo Mexicano considerado de raza pura (ver consideraciones sobre este concepto más adelante), por haberse conservado aislado genéticamente de las razas importadas, constituye un pequeño porcentaje del hato nacional y sólo puede ser encontrado en las regiones geográficas más inaccesibles, al amparo de algunas instituciones educativas o de investigación, y de propietarios particulares (31, 42, 43). La situación actual de los recursos genéticos pecuarios nacionales, en particular de los bovinos Criollos, se explica por los eventos históricos que han moldeado las condiciones del agro mexicano: después de siglos de pobreza bajo el mando español, la lucha de las clases

desposeídas en México continúa hasta nuestros días, mientras la eficacia en el desarrollo del campo se ha traducido en la pérdida gradual de la autosuficiencia alimentaria y del germoplasma pecuario nacional. Éste es un tema complicado y polifacético, donde intervienen además de las restricciones impuestas por las condiciones naturales (suelo, clima, material genético animal y vegetal), las variables políticas, socioculturales y los efectos causados por los cambios en la economía mundial. Irónicamente, han sido esas mismas circunstancias de marginalidad económica las que han permitido la sobrevivencia de nuestros valiosos recursos ganaderos.

La Nueva España se convirtió en el centro colonial privilegiado de América gracias a sus yacimientos de metales preciosos. La industria minera escaló gradualmente sobre el campo como la base económica del país durante la mayor parte del Virreinato y aún después, hasta que la caída de la plata en el mercado mundial, a fines del s. XIX, causó una crisis económica nacional que obligó al desarrollo ordenado de la agricultura y la ganadería. El régimen económico injusto del latifundismo que imperó durante el dominio español intentó abolirse en el año de 1810 por un grupo de criollos novohispanos que iniciaron la Guerra de Independencia. No obstante, con sólo un siglo de vida independiente, nuevamente la pobreza de las masas trabajadoras, debido a la concentración de tierras y riqueza en manos de las clases dominantes, condujo a la Revolución Mexicana. Al finalizar el régimen de Porfirio Díaz (1876-1911), aproximadamente el 95% de los jefes de familia campesina no tenían tierras, en cambio, cerca del 27% de la superficie del territorio nacional, que incluía prácticamente todas las tierras laborables (es decir, tanto las parcelas como el ganado), estaban en unas cuantas manos. Durante la lucha revolucionaria, los ganaderos se convirtieron en la proveeduría de ambos bandos. Éstos se cebaron sobre los animales y los exportaron hacia los E. U. A, tanto en pie como en forma de cueros y sebo, para sufragar los gastos de guerra. Al final se victimó por igual a caballos y vacunos, liquidando el 50% del inventario ganadero y extinguiéndolo prácticamente en la zona norte del país (9). Además de las drásticas pérdidas de bovinos Criollos durante las luchas armadas de la Independencia y la Revolución, ya habían tenido lugar otras importantes, como la de la depresión ganadera de finales del siglo XVII, cuando por su extrema abundancia fueron matadas indiscriminadamente miles de reses, y las sequías de finales del siglo XVIII. Más recientemente, el reparto agrario, substancial durante el gobierno de Lázaro Cárdenas (1934-1940), la campaña sanitaria contra la fiebre aftosa (1946-1954), y la importación de razas especializadas (1930's), significaron otros cuellos de botella para las poblaciones bovinas mexicanas (9, 30, 31).

El problema secular de la tenencia de la tierra fue abordado por las políticas de la Reforma Agraria en la Constitución de 1917. Sin embargo, se ha dicho que el desarrollo rural del país ha sido obstaculizado, en parte, por los defectos del reparto agrario, que si bien remedió la posesión desigual de la tierra, no así los problemas sociales y económicos de los campesinos. El reparto fue realizado en ausencia de un plan integral, distribuyendo la mayor cantidad de terrenos posible sin antes haber practicado estudios técnicos para conocer las características ecológicas y las condiciones socioeconómicas que determinarían cómo, cuándo y dónde debía llevarse a cabo tal distribución. El ejido fue planteado como una unidad de producción esencialmente agrícola, subestimando la producción ganadera. Los latifundios pecuarios se fraccionaron y los campesinos se dedicaron a los cultivos tradicionales, siempre con los métodos primitivos. La ganadería perdió su base trabajadora y la asignación de la tierra se llevó a cabo sin el conocimiento sobre la capacidad agrícola del suelo, el tipo de cultivos más apropiados y rentables, ni el sistema de producción más económico, ya fuera agrícola o ganadero. La ganadería ejidal se encauzó desde entonces sin orientación técnica ni oficial, con las consecuentes pérdidas económicas; por ejemplo, muchas de las regiones de pastos propias para la ganadería se destinaron a la agricultura y viceversa; así mismo, el fraccionamiento de la tierra fue antieconómico. A la postre, la falta de ciclos lluviosos oportunos en terrenos de temporal o bien, la baja fertilidad de la tierra, han provocado grandes pérdidas de cosechas; en otros casos, la aplicación de procedimientos primitivos en suelos no aptos para la agricultura han resultado en pérdidas de suelo por efectos de la erosión. En última estancia, la insuficiente producción de las tierras ha sido consecuencia de los altos costos y el poco rendimiento de explotaciones pequeñas, fragmentadas y dispersas, donde la recolección es más complicada, el trabajo más costoso y su administración más deficiente (9, 25).

La guerra contra los E. U. A. (1847) primero, y la Guerras de Reforma (1857) después, generaron un amplio contingente de población rural empobrecida que no hallaba espacios ni en las haciendas porfirianas, ni en las ciudades del centro de México. Mientras tanto, la expansión de los E. U. A. se vio potenciada por la incorporación de los estados y territorios de su frontera sur, favoreciendo la demanda continua de mano de obra barata, sobre todo de jornaleros agrícolas y peones para la construcción de ferrocarriles. La migración hacia E. U. A. comenzó desde entonces bajo las condiciones derivadas de los procesos de integración económica y comercialización entre ambos países. El desarrollo científico estadounidense, les ha permitido aumentar la producción de alimentos y, por lo tanto, tener excedentes para su exportación; en particular, los ha convertido en el líder mundial de las exportaciones de granos y algunos productos animales. Por su lado, el agro mexicano ha perdido progresivamente su dinamismo y los factores que afectan la demanda de importaciones han provocado la disminución del comercio a los niveles locales inferiores. Como consecuencia, los productores con bajos ingresos buscan otras actividades remuneradas, migrando total o temporalmente hacia centros urbanos, zonas agrícolas desarrolladas y, principalmente, hacia los E. U. A. Este fenómeno ha contribuido a su vez, a reducir considerablemente la mano de obra agrícola y al estancamiento del campo

mexicano (35). En muchas regiones, la parcela que antes constituía la base de la organización campesina, la reproducción familiar y social de las comunidades rurales, ha sido desplazada por las remesas. Éstas han llegado a ser tan importantes que, actualmente, constituyen junto con las exportaciones de petróleo y el turismo, un lugar preponderante en la economía mexicana (37).

La economía nacional nunca antes fue tan dependiente de la de su vecino del norte: las políticas agrícolas (crédito y subsidios, producción y comercialización de insumos, riegos, mecanización etc.) han favorecido, desde hace casi setenta años, la modernización y diversificación de la agricultura mediante paquetes tecnológicos implementados por empresas extranjeras; por otro lado, la caída de los precios de los granos básicos para la alimentación humana y animal está directamente relacionada con la producción estadounidense. La adopción de los paquetes tecnológicos ha sido de difícil aplicación práctica para el pequeño productor campesino, cuyos bajos recursos económicos no le permiten la adquisición de estos paquetes, y cuya cultura se centra en la producción para el autoconsumo (que no da paso a la lógica capitalista de la acumulación). De esta manera, los granos básicos nacionales (maíz y frijol principalmente) quedaron desde un principio prácticamente excluidos del proceso de modernización agrícola por estar mayoritariamente en manos de la economía campesina tradicional, mermando tanto su productividad como su competitividad con respecto a otros cultivos nacionales y extranjeros. La baja rentabilidad de estos productos básicos han resultado en el abandono de la actividad y en la transformación del patrón de cultivos, siendo sustituidos de manera paulatina por cultivos más rentables o forrajes requeridos para la alimentación del ganado (proceso de “ganaderización” de la agricultura), y promoviendo la importación de productos estadounidenses más baratos (24, 25, 28, 29, 35).

La genética aplicada al mejoramiento vegetal o fitotecnia comenzó a ser utilizada casi inmediatamente después del “redescubrimiento” de las leyes de Mendel, en el año de 1905, por investigadores norteamericanos. Los primeros estudios fueron hechos en el maíz y a partir de entonces este tipo de investigación se extendió a otras universidades de agricultura de los Estados Unidos. Después de treinta años de experimentación, quedaba demostrada la superioridad de las variedades seleccionadas genéticamente (por ejemplo, con respecto de la resistencia a enfermedades), y los agricultores primero, y el público después, se fueron mostrando cada vez más dispuestos a cooperar con las investigaciones de la llamada genética del maíz, e incluso a financiarlas. Aunque en nuestro país ya desde principios del siglo XX se conocían los principios genéticos básicos, no es sino hasta los 1930's cuando precisamente este tipo de genética, la aplicada al mejoramiento de las especies con importancia económica, fue planeada y ejecutada en programas de investigación. Si bien la atención al aumento de la producción de alimentos para el consumo nacional formó parte intermitente de la política oficial desde que empezó el siglo, la investigación destinada al mejoramiento de la tecnología agropecuaria empezó a escala digna de mención en los años 30's, y con mayor fuerza en los 40's. Entretanto, había dos corrientes políticas (la agrarista y la capitalista) dentro de los círculos de poder encargados de dirigir el agro mexicano, que se manifestaron en las instituciones encargadas de la investigación en genética vegetal. Esta división tuvo sus raíces en el Porfiriato, y se reflejó en el movimiento de la Revolución Mexicana: existían quienes luchaban por la creación de una agricultura campesina viable, basada en las tradiciones de tenencia comunal de la tierra (partidarios de los intereses del campesinado y de Zapata), y los que propugnaban por la empresa privada en gran escala (a favor de los intereses de una clase media en marcha y de Carranza). A pesar de que en el fondo estas dos tendencias, representadas por el Instituto de Investigaciones Agrícolas (cuyo origen histórico se remonta al año de 1934) y el Programa Agrícola Mexicano (con origen en 1943), respectivamente, tuvieron los mismos objetivos -lograr un aumento en la producción de alimentos básicos-, emplearon la misma metodología, y además compartieron, en teoría, el tipo de productor agrícola hacia quién y para quién enfocaban la investigación agrícola, existió una diferencia importante durante décadas en el apoyo económico y administrativo brindado a cada una por el gobierno federal (32).

En 1941, representantes de la Fundación Rockefeller presentaron la propuesta al gobierno nacional de un programa de ayuda técnica para la superación de la productividad agrícola. Mediante la cooperación entre la Oficina de Estudios Especiales, como parte del Programa Agrícola Mexicano del gobierno federal, y la Fundación Rockefeller, de los E. U. A., se integraron e introdujeron los primeros “paquetes tecnológicos” característicos de la Revolución Verde, que empezó en México y fue transferida más tarde a otros países. Por ser los dos cereales primordiales de la dieta de los mexicanos y ocupar la mayor superficie cultivada en aquel periodo, el eje del programa fue el mejoramiento del maíz y del trigo. Éste utilizó la misma metodología desarrollada por los fitotecnistas norteamericanos desde principios de siglo, que siempre comenzaba por reunir una colección de semillas nativas procedentes de diversas regiones ecológicas y de algunas extranjeras. Posteriormente, se sembraban en campos experimentales para observar sus características de interés fitotécnico. Por último, se hacían las cruces entre las variedades seleccionadas con el fin de producir variedades híbridas, que se distribuían inmediatamente entre los agricultores. Las características de las variedades a las que se daba particular importancia eran, aparte de las de productividad, la capacidad de responder a los “paquetes” de insumos y prácticas, como fertilizantes químicos, herbicidas, insecticidas y mecanización, todos especialmente aplicados a las zonas de riego (32). La gran mayoría de la actividad agrícola en México siempre se ha realizado en tierras de temporal, por lo que a la larga, debido a la naturaleza propia de los paquetes biotecnológicos, a las políticas

de su aplicación, y a la relación entre los cultivos y las actividades ganaderas, el desarrollo del campo mexicano sería heterogéneo (32, 33).

Nuestro país posee dos clases de producción alimentaria, cuya estructura y composición actuales manifiestan la vigencia tanto de las prácticas agrarias ancestrales, como de las tácticas coloniales de apropiación y uso de la tierra. La primera está dedicada a los productos de exportación y alimentos balanceados, ocupando las mejores tierras con tecnologías modernas, infraestructura y capital; la segunda corresponde a la de los alimentos básicos de consumo nacional, en la que participan la mayor parte de los campesinos del país con pocos recursos (22, 23, 26, 26c, 28, 29, 33, 41). Estos productos de consumo local ocupan los primeros lugares en superficie sembrada o en aportación al PIB agropecuario, aún cuando proceden mayoritariamente de predios menores de cinco hectáreas bajo condiciones de temporal, dependientes de las circunstancias climáticas. Los cultivos indígenas como el maíz y el frijol siguen siendo elementales, mientras que entre aquellos introducidos por los españoles, la caña y el trigo, así como la ganadería bovina, figuran entre las actividades más importantes. El maíz se mantiene como el alimento primordial, no sólo por su importancia cultural sino en términos de sus propiedades nutricionales en relación a su costo. Este cereal se destina en primer lugar al consumo humano y después al pecuario, ocupa el primer lugar en superficie sembrada, genera el 29% del valor de la producción agrícola nacional y aporta el 5% del PIB agropecuario. Por su parte, la ganadería bovina contribuye con aproximadamente el 40% del PIB del sector, siendo la actividad productiva más diseminada en el medio rural y utilizando cerca del 54% de las tierras nacionales. Existen más de un millón y medio de unidades de producción y ranchos ganaderos diseminados a lo largo y ancho del país, trabajando con diferentes métodos y tecnologías. Los minifundistas se producen el 85% del maíz, el 48% del frijol y el 76% de la caña, mientras que el 85%, el 87% y el 62% de ellos, respectivamente, no tienen acceso a sistemas de riego. Igualmente alto es el porcentaje de unidades productoras de leche pequeñas y medianas, de las cuales el 50% del inventario se ubica en explotaciones con poca tecnología de menos de 100 vacas (34).

La ventaja de los modelos de producción tipo Revolución Verde (origen y expansión de las variedades vegetales y animales genéticamente mejoradas), Revolución Ganadera (en proceso, aumento en la producción de especies ganaderas) y Revolución Azul (en proceso, aumento en la producción de especies acuáticas) es la obtención de una gran cantidad de alimentos a un aparente bajo costo. Sin embargo, los organismos genéticamente mejorados son más demandantes que sus contrapartes naturales en términos de riego y agroquímicos, en el caso de las plantas, o cuidados veterinarios, instalaciones y alimentación, en el caso de los animales. Para su explotación es necesaria la disponibilidad de agua y la compra de los paquetes tecnológicos que los acompañan: las políticas de implementación de la biotecnología han beneficiado poco a los pequeños productores campesinos y rancheros y, por lo tanto, a sus productos tradicionales. Las firmas transnacionales del sector agrícola empresarial (productoras de insumos para la agricultura, comercializadoras de granos y otros productos agropecuarios), así como los productores medianos y grandes han sido los beneficiarios de estas revoluciones agropecuarias. La tendencia hacia una producción intensiva sigue siendo paralela a la disminución en el número de producciones pequeñas, que no pueden competir con los grandes propietarios en virtud de los techos productivos de sus organismos especializados y la caída de los precios. Este patrón de desarrollo polarizado se ha reflejado en el desplazamiento de las variedades vegetales y razas animales nativas por las producidas a gran escala (15-17, 24, 25, 27-29, 35, 38, 40, 41).

En el caso del Bovino Criollo Mexicano, la drástica disminución de sus poblaciones comenzó con la introducción a gran escala de razas especializadas a partir de los 1930's, aunque las primeras importaciones ocurrieron desde finales del s. XIX. Con el auge del mercado de las razas bovinas "finas" empieza la sustitución del Criollo nacional o "corriente". Al principio, lo más efectivo era deshacerse de los machos Criollos una vez adquiridos los sementales "finos". El encaste con razas europeas fue un éxito en las zonas donde la disponibilidad de recursos forrajeros era abundante, limitando al Criollo Mexicano a regiones de escaso valor pecuario. Las razas cebuinas también han ido sustituyendo a los bovinos mexicanos en aquellos lugares donde las razas europeas no pudieron sobrevivir (esta historia se ha repetido en todo el continente, 56b, 74). En la región árida y semiárida (que comprende los estados del norte y noroeste del país, desde la Península de Baja California hasta los estados de Tamaulipas, Durango, San Luis Potosí y Zacatecas) han predominado las razas Angus, Charolais y Hereford, en cruzamientos con cebuinos, Beefmaster y Brangus. En la región templada (Aguascalientes, Guanajuato, Hidalgo, Jalisco, México, Michoacán, Oaxaca, Querétaro, Puebla y Tlaxcala) la genética del hato está compuesta por animales criollos cruzados con cebuinos y razas europeas, de las cuales sobresalen Pardo Suizo, Angus y Beefmaster. En la región tropical seca (Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas, el sur de Tamaulipas, y la Huasteca Potosina) la genética es dominada por animales cebuinos cruzados con Pardo Suizo, Simmental y Holstein. Finalmente, la región tropical húmeda (Campeche, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz, Yucatán y parte de Chiapas) el hato está constituido predominantemente por genotipo cebuino cruzado con Pardo Suizo, Holstein, Charolais y Simmental (24, 30, 31, 36).

Aunque los sistemas productivos tradicionales siguen siendo los principales proveedores de los alimentos nacionales, pierden terreno rápidamente frente a los sistemas intensivos. Las consecuencias de décadas de modernización biotecnológica inequitativa y deficientemente adaptada a las condiciones mexicanas se observan en el

debilitamiento de los tejidos económicos y sociales de las comunidades rurales. Este proceso puede ejemplificarse con el caso de las sociedades rancheras del occidente y la quiebra del binomio que las sostiene (maíz y ganado bovino): la corriente migratoria ha provocado niveles extremos de aislamiento y despoblamiento en algunas zonas del país; la escasez de medieros va cerrando progresiva y rápidamente los claros de pastoreo, que eran mantenidos por el desmonte selectivo de las parcelas; los ganaderos, presionados por la ausencia de campesinos, los sustituyen mediante la práctica de desmontes sistemáticos (que no permiten la regeneración de la vegetación), la siembra de pastos, la compra de forraje y el uso de agroquímicos; los herbicidas disocian el maíz de los demás vegetales silvestres de la parcela, mientras el uso de fertilizantes eleva el costo monetario de los cultivos; también se introducen sementales cebú y con ellos, la dificultad para efectuar la ordeña (este ganado es mucho más difícil de domar) y, si con el ganado Criollo se obtenía poca leche, con el cebú los rendimientos caen aún más. Aunque sus productos siguen teniendo alta demanda, los obstáculos para su comercialización y producción van en aumento (22-25, 33, 35).

Hoy en día existen poquísimos datos sobre la ubicación y situación actual de las poblaciones bovinas Criollas que permanecen puras (36, 43). En general, se ha determinado que éstas se han perpetuado en comunidades rurales de bajos recursos económicos, relativamente aisladas y localizadas principalmente en las partes altas de la Sierra Madre Occidental. Los estados de la República donde se concentran las poblaciones más grandes son: Baja California Sur, Chihuahua, Durango, Nayarit, Sonora y Zacatecas; pero también existen en Sinaloa, Jalisco, Michoacán, Guerrero, Oaxaca, Puebla, Veracruz, Tabasco y Chiapas (31, 42, 42b). Desde que México es un país independiente, no ha recibido importaciones de ganado español, por lo que estos núcleos de ganado Criollo Mexicano han estado en aislamiento genético durante aproximadamente 200 años (equivalentes a 30-40 generaciones), si bien en las regiones más inaccesibles del país este aislamiento puede ser aún mayor (31). (Fig. 2).

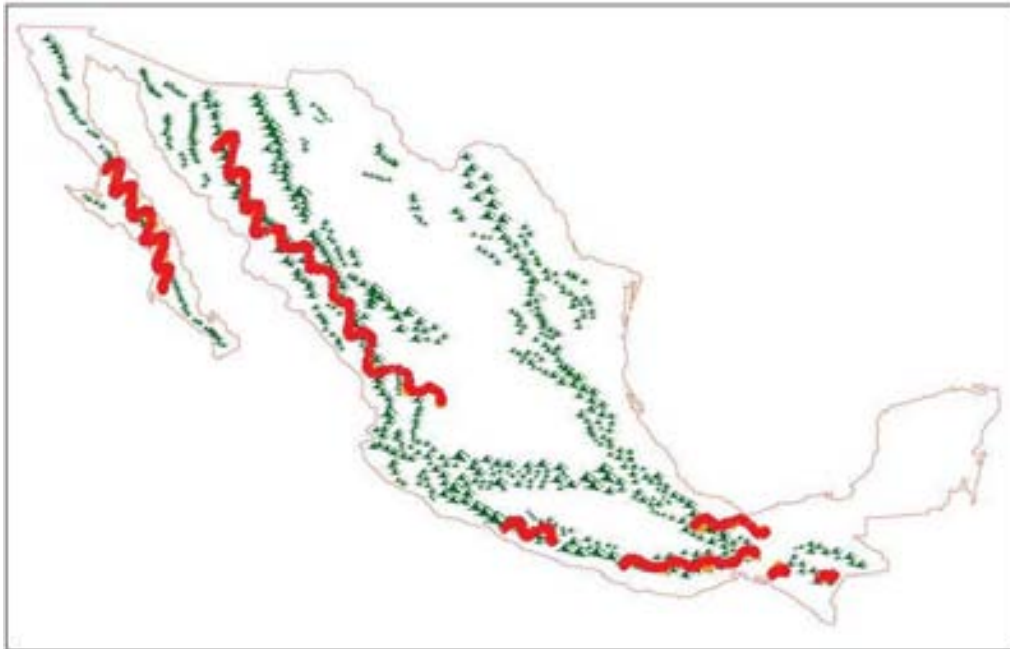


Figura 2. Distribución actual del bovino Criollo Mexicano (*B. taurus*). Tomado de referencia 31.

Es un aspecto de gran relevancia el hecho de que estos bovinos no han sido sujetos a programas de mejoramiento genético, pues su manejo se ve limitado por las condiciones socioeconómicas de sus propietarios. En esta forma de ganadería familiar no se recurre a la inseminación artificial, se establece en potreros de superficie reducida (1-10 ha) donde los machos identifican a las hembras en celo. Los costos de producción son mínimos, limitados prácticamente a la alimentación de los animales con esquilmos, pequeñas labores de cultivo y vegetación nativa; en el mejor de los casos, una vacunación, baños contra garrapatas y, ocasionalmente, preparados en base de mezcal con cenizas para curar el timpanismo. Las ganancias esperados provienen de un poco de leche durante algunos meses al año, la venta de crías o de animales adultos a carniceros, y el trabajo animal. En algunos lugares, se pastorea a las vacas de manera similar que a las ovejas, manteniéndose el pastor con el rebaño todo el día; en otros, el ganado es mantenido en estado semisalvaje, teniendo sólo dos manejos durante su vida (al momento de herrarlo y al momento de venderlo). En los ranchos no se cuenta con un programa de desecho de vientres; todos son involuntarios, ya sea por muerte, infertilidad o necesidad de venta. De este modo, el ganado ha sobrevivido en condiciones ambientales muy diversas (disponibilidad y tipos de forrajes, calor, humedad, sequías, parásitos, enfermedades), adaptándose de manera natural a una amplia

variedad de hábitats y produciendo igual diversidad de ecotipos (23, 26d, 36, 43, 47). Éstos se han dividido en los de clima subtropical y los de montaña, mientras que también en subtipos tropicales, subtropicales, del altiplano central, de las sierras frías y de las áreas costeñas; pero no existe un estudio específico sobre la descripción fenotípica de la diversidad de bovinos Criollos, ésta ha sido abordada solamente de manera esporádica en algunas observaciones y recorridos (31, 36). Aunque localmente posee una gama de nombres, en general se le denomina ganado "corriente" o "cuernos largos", como en Chihuahua, donde está asociado con grupos Tarahumaras; en la región Mixteca, montañosa y semidesértica, de los estados de Oaxaca, Guerrero y Puebla, se le conoce como Criollo Mixteco; en Veracruz y la Huasteca Tamaulipeca, como Criollo del Golfo; en Durango, Criollo de las Montañas del Norte; en las sierras de Nayarit y zonas aledañas, Criollo de la Sierra Madre Occidental o Coreño, en alusión a sus propietarios de la etnia Cora; en Sonora se conoce como Frijolillo, porque las manchas de su capa son similares a las de una variedad de frijol regional; y en Baja California Sur se le denomina Chinampo o Criollo del Desierto de Baja California (26d, 31, 36, 43, 45, 45b, 46, 48b, 49, 50, 51).

Aunque el aprovechamiento de los Criollos mayoritariamente se dirige a la producción de leche y carne, no se ha limitado a ello; estos animales tienen una gran demanda para juegos vaqueros, como El Rodeo. El valor del ganado para rodeo supera hasta en más del 200% al valor del mismo cuando es comercializado de la manera tradicional. El costo de un becerro de 12-18 meses para esta actividad es de aproximadamente 400 dólares, mientras que si es para engorda, desciende a 280 dólares. Cada año, la demanda de novillos es de 400,000 cabezas y sigue creciendo (36, 42b, 51). Anualmente, ganaderías de diferentes estados de la República exportan una buena cantidad de animales hacia E. U. A. y Canadá, que lo consideran el atleta bovino perfecto, pues está muy bien balanceado en su musculatura y osamenta, es rápido, inteligente y noble, con la forma, tamaño y solidez de cuernos deseada para el rodeo. Los estadounidenses también lo han reconocido como recurso de gran potencial económico debido a las adaptaciones que presentan a los climas áridos del sureste de los Estados Unidos y del noroeste de nuestro país (50).

La falta de programas de mejoramiento genético y conservación, aunado al saqueo indiscriminado de que es objeto, son las causas de que este recurso genético de importancia económica y social se encuentre en riesgo de extinguirse. Las características de este ganado (ver más adelante) le confieren un gran potencial de explotación; sin embargo, los estudios al respecto son todavía muy escasos, más aún su aplicación práctica. Mientras tanto, si se toman como referencia las estimaciones recientes para los estados de Baja California Sur y de Nayarit, las cifras son alarmantes. En el primer caso, se calculó que para el año 2003, sólo el 15-30% eran Criollos puros (36); en el segundo caso, para el año 2004, esta población constituía el 2% del hato estatal (43); para el 2002, se reportó que sólo 100-1000 ejemplares de Criollo del Golfo sobrevivían (42, 49).

Bibliografía

1. Diamond J. 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature*. 418: 700-707.
- 1b. Gupta AK. 2004. Origin of agriculture and domestication of plants and animals linked to early Holocene climate amelioration. *87(1)*: 54-59.
2. Zeder M, Emshwiller E, Smith BD, Bradley DG. 2006. Documenting domestication: the intersection of genetics and archaeology. *Trends in Genetics*. 22(3): 139-155.
3. Beja-Pereira A, Luikart G, England PR, et al. 2003. Gene-culture coevolution between cattle milk protein genes and human lactase genes. *Nature Genetics*. 35(4): 311-312.
4. Holden CJ and Mace R. 2003. Spread of cattle led to the loss of matrilineal descent in Africa: a coevolutionary analysis. *Proceedings of the Royal Society of London*. 270: 2425-2433.
5. Dobney K and Larson G. 2006. Genetics and animal domestication: new windows of an elusive process. *Journal of Zoology*. 269: 261-271.
6. Janzen DH. 1980. When is it coevolution?. *Evolution*. 34(3): 611-612.
7. Check E. 2006. How Africa learned to love the cow. *Nature*. 444 (21/28): 994-996.
8. Tudela de la Orden J. 1993. Historia de la ganadería hispanoamericana (Capítulos1-4). Ediciones de Cultura Hispánica, Madrid. 230 Pp.
9. Saucedo P. 1984. Historia de la ganadería en México. Coordinación de la Investigación Científica, Programa Universitario de Alimentos, UNAM.
10. Guevara S y Lira-Noriega A. 2006. De los pastos de la selva a la selva de los pastos: la introducción de la ganadería en México. *Revista Pastos*. 34(2): 109-150.
- 10b. Sánchez LR, Hernández G, Carranza MA, Pinera MR, Cuevas R, Aragón F. 2002. Estructura arbórea del bosque tropical caducifolio usado para la ganadería extensiva en el norte de la sierra de Manatlán, México. *Antagonismo de usos. Polibotánica*. Junio. No. 13: 25-46.
11. Primo AT. 1992. The Iberic cattle in the Americas: 500 years later. *Archivos de Zootecnia*. 41 (extra): 421-432.
12. Beteta M. Capítulo 1. Las razas autóctonas españolas y su participación en los bovinos criollos iberoamericanos. **En:** Utilización de Razas y Tipos Bovinos Creados y Desarrollados en Latinoamérica y el Caribe. Págs. 1-12. Publicación (Genética) de la Asociación Latinoamericana de Producción Animal. www.alpa.org.ve
- 12b. Alderson L. 1992. The categorization of types and breeds of cattle in Europe. *Archivos de Zootecnia*. 41 (extra): 325-344.
13. Rodero A, Delgado JV, Rodero E. 1992. Primitive andalusian livestock and their implications in the discovery of America. *Archivos de Zootecnia*. (extra): 383-400.
14. Fernández, CA, Barba C. 2005. Paralelismo entre las razas criollas americanas y las razas autóctonas españolas. *Archivos de Zootecnia*. 54: 135-139.
15. FAO. 2005. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. La diversidad de los animales de granja: olvidada y en peligro.
- 15b. FAO 2000. Lista Mundial de vigilancia para la diversidad de los animales domésticos. Tercera edición
16. Gura S. 2007. Livestock Genetic Companies. Concentration and proprietary strategies of an emerging power in the global food economy. League for Pastoral Peoples and Endogenous Livestock Development. Ober-Ramstadt, Germany.
17. FAO 2006. Livestock Report. Hoffmann I, Scherf B. Animal genetic resources-time to worry?

18. Perfil del Ecosistema Región Norte del Hot Spot de biodiversidad de Mesoamérica: Belice, Guatemala, Mexico. Critical Ecosystem Partnership Fund (CEPF)/ Conservation International, Programa Mexico y America Central. 2004. http://www.cepf.net/ImageCache/cepf/content/pdfs/final_2espanish_2emesoamerica_2enorthernmesoamerica_2eep_2epdf/v1/final.spanish.mesoamerica.northernmesoamerica.ep.pdf
19. Otte J, Reyes E. El papel de la ganadería en la reducción de la pobreza. Sistemas pecuarios diversificados para el alivio de la pobreza rural en America Latina. Conferencias 2003 con motivo del 30 aniversario del CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza)/Leadership for Environment and Development (LEAD-México)/FAO. <http://virtualcentre.org/es/ele/conferencia4/programa.htm>
20. Mora-Delgado J, Ibrahim M. Diversificación de fincas pecuarias: estrategia de vida para aliviar la pobreza rural. Sistemas pecuarios diversificados para el alivio de la pobreza rural en America Latina. Conferencias 2003 con motivo del 30 aniversario del CATIE. (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza)/Leadership for Environment and Development (LEAD-México)/FAO. <http://virtualcentre.org/es/ele/conferencia4/programa.htm>
21. Corrales E. El papel de los animales domésticos en la seguridad alimentaria rural. Sistemas pecuarios diversificados para el alivio de la pobreza rural en America Latina. Conferencias 2003 con motivo del 30 aniversario del CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza)/Leadership for Environment and Development (LEAD-México)/FAO. <http://virtualcentre.org/es/ele/conferencia4/programa.htm>
22. Jiménez G, Soto L, Márquez C. Ganadería en zonas indígenas del sur de México: un reto para el desarrollo. Sistemas pecuarios diversificados para el alivio de la pobreza rural en America Latina. Conferencias 2003 con motivo del 30 aniversario del CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza)/Leadership for Environment and Development (LEAD-México)/FAO. <http://virtualcentre.org/es/ele/conferencia4/programa.htm>
23. Perfiles indígenas de México. Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social (CIESAS). <http://pacificosur.ciesas.edu.mx>
24. Barragán E, Linck T. Producción y sociedades rancheras en el occidente de Mexico. Págs: 165-172. En: Navarro G. Hermilio, Jean-Philippe Colin y Pierre Mileville (editores). 1993. Sistemas de producción y Desarrollo Agrícola. CONACYT-ORSTOM (Francia)- Colegio de Postgraduados. Editorial Colegio de Postgraduados, Mexico. 494 pags.
25. Leonard E. Una historia de vacas y golondrinas. Ganaderos y campesinos minifundistas del sureste de Michoacán. Pags: 111-118. En: Navarro G. Hermilio, Jean-Philippe Colin y Pierre Mileville (editores). 1993. Sistemas de producción y desarrollo agrícola. CONACYT-ORSTOM (Francia)- Colegio de Postgraduados. Editorial Colegio de Postgraduados, Mexico. 494 pags.
26. Perez-Agis E, De la Cruz E, Mapes C, Andrade JM. 2005. Las comunidades campesinas: un importante reservorio de recursos para la humanidad. LEISA Revista de Agroecología. Abril. Pag. 20-23.
- 26b. Galvão A, Nascimento M, Dos Santos F, Da Silva E. 2005. En el "alrededor de la casa", los animales de traspatio. LEISA Revista de Agroecología. Diciembre. Págs. 8-10.
- 26c. Rubio A, González B, Ramírez S, Ultrera F, Flores N, Serrano J, Jaramillo I, Vargas S, Hernández J. 2004. Condiciones de uso de los équidos de trabajo en la comunidad rural de Santa Rosa, Puebla, México. Veterinaria (Montevideo). 39(155-156): 47-50.
- 26d. Bautista JA. 2006. Diseño de una estrategia de transferencia de tecnología en la ganadería campesina de la región Mixe (Ayuuk) en Oaxaca, México. Revista Ra Ximhai de la Universidad Autónoma Indígena de México. 2(2): 419-433.
- 26e. Aquino E, Arroyo A, Torres G, Riestra D, Gallardo F, López BA. 2003. El guajolote Criollo (*Meleagris gallopavo* L.) y la ganadería familiar en la zona centro del estado de Veracruz. Técnica Pecuaria en México. 41(2): 165-173.
27. FAO. 2007. The state of the world's animal genetic resources for food and agriculture. Rome, Italy.
28. Fernández LM, Tarrío M. 1988. Ganadería y crisis alimentaria. Revista Mexicana de Sociología. 50(1): 51-95.
29. Arroyo, G. 1989. La pérdida de la autosuficiencia alimentaria y el auge de la ganadería en México. Primera edición. Plaza y Valdés Editores: UAM-Xochimilco. México, D. F.

30. Suárez-Domínguez H, López-Tirado Q. La ganadería bovina productora de carne en México. Situación Actual. Universidad Autónoma Chapingo, México. <http://agrinet.tamu.edu/trade/papers/hermilo.pdf>. Consultado el 20 de diciembre del 2007.
31. Ulloa R. 2001. Estimación de la heterogeneidad genética en poblaciones de bovinos criollos mexicanos utilizando marcadores moleculares. Tesis de Doctorado. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. UNAM.
- 31b. Ulloa R, Gayoso A, Ramos M, *et al.* 2008. Genetic analysis of Mexican Criollo cattle populations. *Journal of Animal Breeding and Genetics*. 125:1-10.
32. Gaona AL, Barahona, A. 2001. La introducción de la genética en México: la genética aplicada al mejoramiento vegetal. *Asclepio*. Vol. LIII-2: 23-44.
33. Loa E, Cervantes M, Durand L, Peña A. Capítulo 4. Uso de la biodiversidad. En: La diversidad biológica de México: estudio del país. CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad), México. 1998.
- 33b. CONABIO, 1998. La diversidad biológica de México: Estudio de País. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
34. SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación), México. 2007. Tarjeta informativa para prensa. Acciones para la competitividad en maíz, frijol. Caña de azúcar y leche. Aguascalientes, Ags. 23 de febrero de 2007.
35. Canales AI. 2002. Migración y trabajo en la era de la globalización: el caso de la migración México-Estados Unidos en la década de 1990. *Papeles de Población (Centro de Investigación y estudios avanzados de la Población. Universidad Autónoma del estado de México)*. Julio-Septiembre. No. 33: 48-81.
36. Villavicencio JL, Perez JC, Montaña A, Guevara JA, Ortega R, Ramirez J, Palacios A. 2003. Programa para la identificación, caracterización y comercialización del Ganado Bovino Criollo de Baja California Sur. Caracterización de poblaciones y sistema de producción. Universidad Autónoma de Baja California Sur.
- 36b. Espinoza-Villavicencio JL. 2004. ESTUDIO ZOMÉTRICO EN EL GANADO BOVINO CRIOLLO DE BAJA CALIFORNIA SUR. Memorias del XXVIII Congreso Nacional de Buiatría.
37. INEGI. Consultado en 2007.
38. Rivera-Ferre MG. Modelos de producción agrarios y consumo de alimentos. ¿La demanda condiciona la oferta o la oferta condiciona la demanda?. En: IX Congreso Español de Sociología. 13-15 Septiembre 2007, Barcelona (España), 17pp.
39. Toledo VM, Alarcón-Chaires P, Moguel P, Olivo M, Cabrera A, Leyequien E, Rodríguez-Aldabe A. 2002. Biodiversidad y Pueblos Indios en México y Centroamérica. *Boletín bimestral de la CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad)*, México. *Biodiversitas* (43): 1-8.
40. Mathias E, Köhler-Rollefson I, Wanyamab J. Pastoralists, local breeds and the fight for Livestock Keepers' Rights. League for Pastoral Peoples and Endogenous Livestock Development, Ober-Ramstadt, Germany and Vetaid, Chokwe, Mozambique.
41. Barkin D. 1998. Riqueza, pobreza y desarrollo sustentable. México: Editorial Jus y Centro de Ecología y Desarrollo. ISBN: 9687671041; versión electrónica.
42. SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación), México. 2002. Informe sobre la Situación de los Recursos Genéticos Pecuarios de México. *Revista Claridades Agropecuarias*. Noviembre. Págs: 4-39.
- 42b. SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación), México. 2001. Importancia de los recursos genéticos pecuarios en la producción animal. *Revista Claridades Agropecuarias*. Marzo. Págs: 3-26.

43. Martínez-Velázquez G. 2005. El ganado bovino Criollo en Nayarit: ubicación y población estimada. Sitio Experimental "El Verdineño". CIRPAC- INIFAP. Folleto Técnico Número 1. Nayarit, México.
44. INEGI. 2005. Estadísticas a propósito del día internacional de las poblaciones indígenas. II Censo de Población y Vivienda 2005. <http://www.inegi.gob.mx/>
45. Mendez M, Serrano J, Ávila R, Rosas M, Méndez N. 2002. Caracterización morfométrica del bovino Criollo Mixteco. Archivos de Zootecnia. 51: 217-221.
- 45b. Serrano J, Montes R, Aguilar B, Flores N, Utrera F, Cano D. 2004. Valores hematológicos de bovinos Criollos de la región Mixteca (México). Veterinaria (Montevideo). 39(155-156): 43-46.
46. Russell N, Rios J, Erosa G, Remmenga M, Hawkins D. 2000. Genetic differentiation among geographically isolated populations of Criollo cattle and their divergence from other *Bos taurus* breeds. Journal of Animal Science. 78: 2314-2322.
47. Tewolde A. Capítulo 2. Los Criollos bovinos y los sistemas de producción animal en los trópicos de América Latina. En: Utilización de Razas y Tipos Bovinos Creados y Desarrollados en Latinoamérica y el Caribe. Págs.: 13-19. Publicación (Genética) de la Asociación Latinoamericana de Producción Animal. <http://www.alpa.org.ve>
48. Sierra AC. 1998. La conservación de los recursos genéticos animales en México. Archivos de Zootecnia. 47: 149-152.
- 48b. Sierra AC, Hernández JS, Barba CJ. 1998. Razas autóctonas de la Mixteca Oaxaqueña de México. Archivos de Zootecnia. 47: 517-521.
- 48c. Segura-Correa JC, Montes-Perez RC. 2001. Razones y estrategias para la conservación de los recursos genéticos animales. Revista Biomedica. 12: 196-206.
49. DAD-IS (Domestic Animal diversity Information System), FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations/ Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación). <http://dad.fao.org/>
50. NACA (North American Corriente Association). News from New Mexico State University: Researchers believe ancient Criollo cattle offer new options in semiarid lands. <http://www.corrientecattle.org>. Consultado el 20 de enero del 2008.
- 50b. NACA (North American Corriente Association). 1996, 2005. Judging Guidelines for Corriente Cattle. <http://www.corrientecattle.org>. Consultado el 20 de enero del 2008.
51. INEGI (Instituto Nacional de Información Estadística, Geografía e Informática). 2005. Censos Nacionales: Censo agropecuario: Catálogo de especies y productos agropecuarios, forestales y pesqueros. Recurso electrónico: <http://www.inegi.gob.mx/>

Anexo 5

Fotografías que muestran la diversidad de capas o pintas de Criollos de Baja California Sur. Localidades: diferentes rancherías de los municipios Mulegé, Loreto, Comondú, La Paz y Los Cabos (2001-2003). Tomadas de referencia 19.



g. Barzino



h. Colorado careto



i. Blanco manchado



j. Barroso



k. Negro careto



l. Moro



m. Hosco careto



n. Rubio



o. Berrendo barroso



p. Berrendo barzino



q. Retinto



r. Berrendo rubio